ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 92

7

ИЮЛЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2007

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Т. В. Егорова (*зам. главного редактора*), Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина,
Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов,
М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова, И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
T. V. Egorova (*Associate Editor*), N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina,
Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky, Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov,
M. G. Pimenov, I. N. Safronova, I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток),
З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск),
Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok),
Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk),
G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *З. Ю. Иванова*, *Т. С. Павлова* и *М. Н. Сенина*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 92, № 6: 25.06.2007.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 20.06.2007. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 14.6. Уч.-изд. л. 17.1. Тираж 397 экз. Тип. зак. № 1325. С 127

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2007 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2007 г.

УДК 581.3

© И. И. Шамров

МОРФОГЕНЕЗ СЕМЯЗАЧАТКА И СЕМЕНИ У *ARABIDOPSIS THALIANA* (*BRASSICACEAE*)

I. I. SHAMROV. THE OVULE AND SEED MORPHOGENESIS IN *ARABIDOPSIS THALIANA* (*BRASSICACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: shamrov@is8305.spb.edu

Поступила 31.01.2007

У *Arabidopsis thaliana* развитие паракарпного гинецея характеризуется постгенитальным срастанием и образованием ложно 2-гнездной завязи. Примордий семязачатка образуется за счет периклинальных делений как субэпидермального, так и нижележащего слоев плаценты. Семязачаток геми-кампилотропный, медионуцеллятный, битегмальный, фуникулярный, с рафе. В нуцеллусе дифференцируется постаменто-подиум, сохраняющийся до стадии позднего глобулярного зародыша. Микропиле образовано обоими интегументами эпидермального происхождения. Клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента за счет периклинальных дифференцирующих делений образуют эндотелий и средний слой. Интегументы имеют неодинаковое строение в различных частях семязачатка: внутренний интегумент на большем протяжении (кроме микропиле) состоит из трех слоев, а наружный — преимущественно из двух. «Базальное тело» (слои клеток в области изгиба семени) образовано 3—4-слойным внутренним интегументом и 5—6-слойным наружным, входящим в состав рафе вместе с фуникулусом с адаксиальной стороны семени. Семенная кожура представлена производными наружного интегумента (клетки со слизью и эндотеста) и остатками внутреннего в виде пигментного слоя. Гипостаза состоит из двух слоев клеток с лигнифицированными оболочками и сохраняется в зрелом семени.

Предложена оригинальная схема морфологических типов семязачатка, в основу разделения которых положены следующие критерии: форма морфологической (продольной) оси семязачатка и комплекс определяющих ее элементов; взаимоположение различных элементов в процессе развития; соотношение различных частей семязачатка. Типы объединены в 2 группы в зависимости от формы продольной оси: с прямой осью, проходящей через все части (ортотропный, анатропный и гемитропный), с прямой осью, проходящей через микропилярную и халазальную части, и изогнутой осью через среднюю часть (орто-кампилотропный и геми-кампилотропный).

Ключевые слова: морфогенез, семязачаток, семя, нуцеллус, фуникулус, рафе, интегумент, эндотелий, семенная кожура, *Brassicaceae*, *Arabidopsis thaliana*.

Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. (резуховидка Таля) — широко распространенный в природе вид, относящийся к крестоцветным. Он оказался удобным модельным объектом для проведения эмбриологических и молекулярно-генетических исследований. Растения этого вида характеризуются непродолжительным периодом формирования семян, большим числом семязачатков в завязи, небольшими размерами эмбриональных структур и хорошо выраженной ярусностью этажей в зародыше. К настоящему времени детально изучены многие аспекты формирования цветка и его генеративных органов (Smyth et al., 1990; Sessions, 1997). Имеются подробные данные по строению примордия семязачатка, общей морфологии семязачатка и семени (Соколов, 1975; Robinson-Beers et al., 1992; Hill, Lord, 1994; Gaiser et al., 1995; Schneitz et al., 1995; Groß-Hardt et al., 2006), мегаспорогенезу (Misra, 1963; Полякова, 1964; Webb, Gunning, 1991), развитию зародышевого мешка (Полякова, 1964; Mansfield et al., 1991a; Webb, Gunning, 1994; Christensen et al., 1997), зародыша (Misra, 1962; Яковлев, Алимова, 1976; Mansfield, Briarty, 1991; Webb, Gunning, 1991b; Marilyn et al., 1993; Laux, Jürgens, 1994; Holding, Springer, 2002; Janošević, Budimir, 2006) и эндосперма (Misra, 1962; Mansfield, Briarty, 1990a, b; Webb, Gunning, 1991; Herr, 1999). Молекулярно-генетические исследования с привлечением различных мутантов позволили выявить механизмы генетического контроля развития цветка (Лутова, 2000), сделать вывод о независимых программах развития внутреннего и наружного интегументов семязачатка (Gaiser et al., 1995; Schneitz et al., 1995; Angenent, Colombo, 1996; Schneitz, 2000), выявить гены, ответственные за прохождение эмбриогенеза и гибель зародыша на разных стадиях формирования семени (Meinke, Sussex, 1979; Meinke, 1985, 1986, 1991; Health et al., 1986; Franzmann et al., 1989). Однако почти не исследована структурная организация семязачатка и семени в динамике. Следует подчеркнуть, что для проведения сравнительного изучения растений дикого типа (чаще всего для анализа используется экотип Columbia) и различных мутантов весь цикл развития репродуктивных структур, начиная от заложения органов цветка до формирования зрелого семени, разбит на стадии, каждой из которых соответствует определенное состояние элементов околоцветника, андроцея, гинецея, семязачатка и семени (Smyth et al., 1990; Sessions, 1997; Schneitz et al., 1995). При таком анализе информация о динамике структур семязачатка и семени оказывается неполной — чаще всего указывается тип нуцеллуса, число интегументов и время их появления, время изгибания нуцеллуса и фуникулуса, строение микропиле. Все вышесказанное послужило отправной точкой для проведения детального изучения морфогенеза семязачатка и семени у *A. thaliana.*

Материал и методика

Для исследования были взяты растения *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (экотип Columbia). Материал собирали в течение 2002—2003 гг. в Ленинградской обл. (окрестности пос. Мга).

Плодолистики на разных стадиях развития фиксировали в смеси FAA и обрабатывали по общепринятой методике (особенности подготовки материала для эмбриологического исследования указаны в предыдущей статье по *Capsella bursa-pastoris* — Шамров, 2002a).

Результаты исследования и обсуждение

Гинецей, завязь, плацентация. Гинецей у *A. thaliana* паракарпный, состоит из двух объединившихся плодолистиков. Как было показано ранее (Hill, Lord, 1989; Smyth et al., 1990; Gasser, Robinson-Beers, 1993; Sessions, 1997), пестик инициируется как единый полый цилиндр без видимых различий между конгенитально сросшимися плодолистиками. Проведенное нами исследование показало, что он представлен коротким столбиком и почти сидячей завязью. По мере приближения к оплодотворению в плодолистике дифференцируется рыльце с характерными папилловидными клетками секреторного типа (см. табл. II, *1*). Завязь верхняя и сначала 1-гнездная, так как выросты плодолистиков, направленные в центр завязи, еще не сомкнуты (рис. 1, *1*, *2*). В результате акропетального роста внутренние края этих выростов расположены вплотную друг к другу. В ходе постгенитального

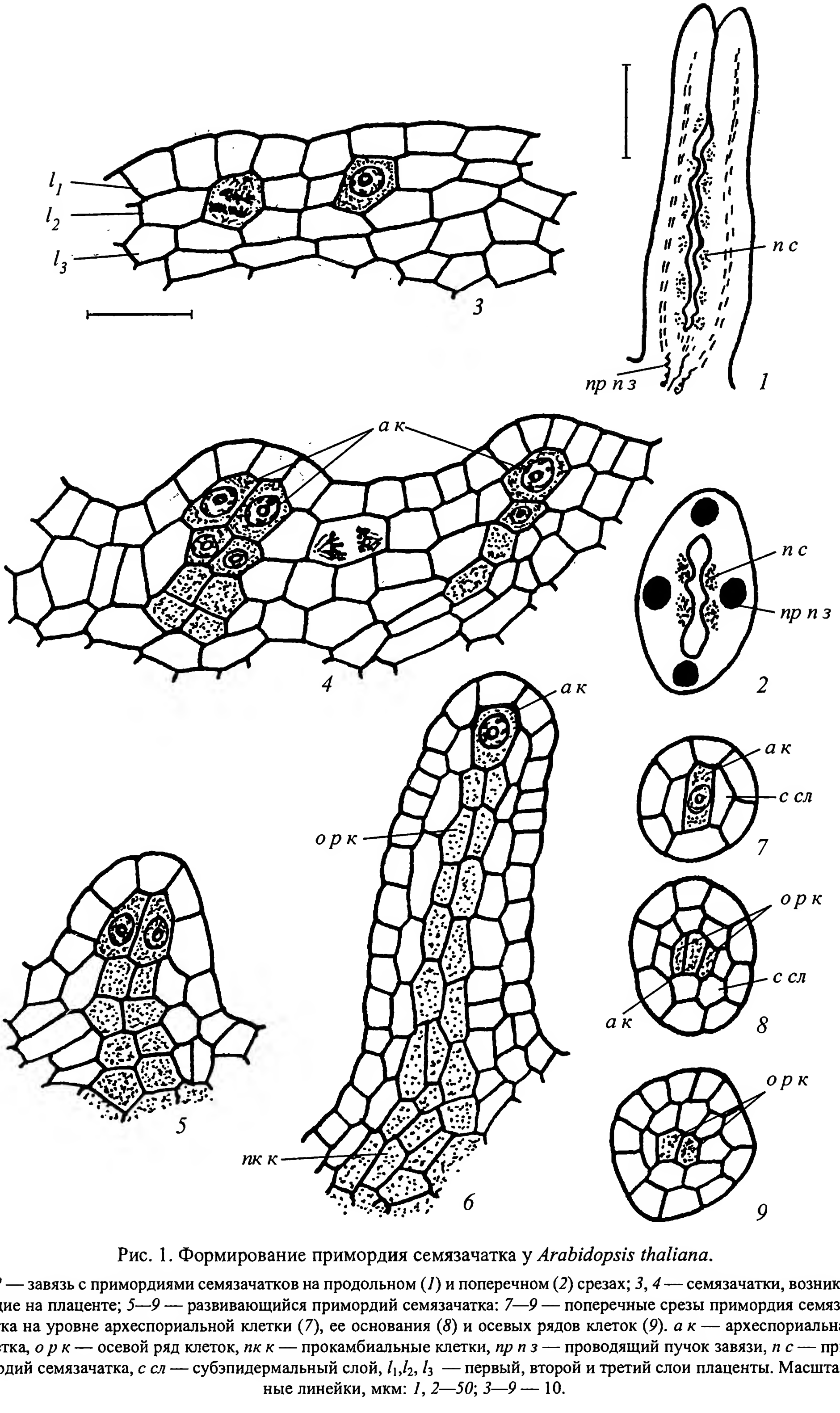


Рис. 1. Формирование примордия семязачатка у *Arabidopsis thaliana*.

1, *2* — завязь с примордиями семязачатков на продольном (*1*) и поперечном (*2*) срезах; *3*, *4* — семязачатки, возникающие на плаценте; *5—9* — развивающийся примордий семязачатка: *7—9* — поперечные срезы примордия семязачатка на уровне археспориальной клетки (*7*), ее основания (*8*) и осевых рядов клеток (*9*). *а к* — археспориальная клетка, *о р к* — осевой ряд клеток, *пк к* — прокамбиальные клетки, *пр п з* — проводящий пучок завязи, *п с* — примордий семязачатка, *с сл* — субэпидермальный слой, l_1,l_2, l_3 — первый, второй и третий слои плаценты. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2—50*; *3—9* — 10.

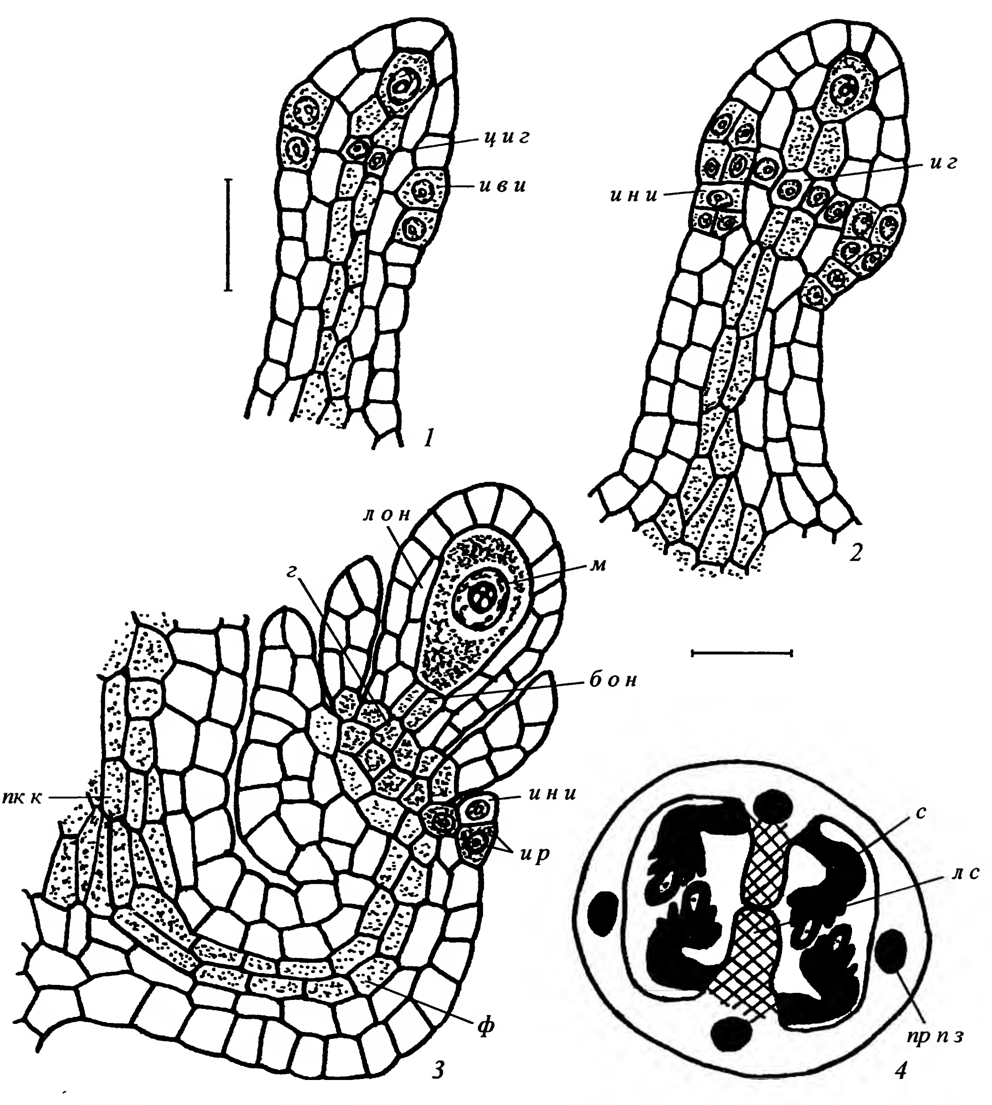


Рис. 2. Дифференциация структур семязачатка во время дифференциации мегаспороцита у *Arabidopsis thaliana*.

1 — инициация внутреннего интегумента и центральных клеток гипостазы, начало поворота семязачатка; *2* — инициация наружного интегумента и латеральных клеток гипостазы; *3* — семязачаток с мегаспороцитом, вступившим в мейоз, гипостаза стала двуслойной, видны инициали рафе; *4* — поперечный срез завязи с семязачатками на начальных стадиях мейоза, видна ложная септа. *б о н* — базальная область нуцеллуса, *г* — гипостаза, *и в и* — инициали внутреннего интегумента, *и г* — инициали гипостазы, *и н и* — инициали наружного интегумента, *и р* — инициали рафе, *л о н* — латеральная область нуцеллуса, *л с* — ложная септа завязи, *м* — мегаспороцит, *с* — семязачаток, *ф* — фуникулус, *ц и г* — центральные инициали гипостазы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабные линейки, мкм: *1*—*3* — 10, *4* — 50.

срастания (об этом свидетельствуют и данные в литературе — Hill, Lord, 1989; Smyth et al., 1990; Skinner et al., 2004) возникает септа, а завязь становится ложно 2-гнездной (рис. 2, *4*). Следует подчеркнуть, что у *A. thaliana* этот процесс происходит еще до начала мейоза в мегаспороците, тогда как у *C. bursa-pastoris* он сдвинут на более позднюю стадию развития — период завершения мегаспорогенеза (Шамров, 2002а; Shamrov, 2002).

В каждом плодолистике проходит проводящий пучок (рис. 1, *1*). Кроме того, пучки дифференцируются в местах конгенитального срастания наружных краев плодолистиков (рис. 1, *2*). Они формируются сначала в основании завязи, а затем постепенно по всей ее длине. В итоге завязь оказывается снабженной четырьмя проводящими пучками, связанными между собой.

Плацентация париетальная на ранних стадиях развития и сутурально-угловая после смыкания внутренних краев плодолистиков в центре завязи. Семязачатки располагаются двумя рядами в каждом плодолистике (рис. 1, *1*, *2*; 2, *4*).

Примордий семязачатка. В литературе по сем. *Brassicaceae* существует мнение, что примордий семязачатка является 3-зонным, т. е. в области инициации семязачатка клетки плаценты первой и второй зон (эпидермы и субэпидермы) делятся антиклинально, тогда как в третьей зоне (нижележащие слои) деления клеток происходят в любых направлениях, в том числе и периклинально (Bouman, 1984; Sumner, van Caeseele, 1988). Данные относительно первых стадий формирования семязачатка у *A. thaliana* противоречивы: по мнению одних авторов (Hill, Lord, 1994), периклинальные деления происходят преимущественно в субэпидермальном слое плаценты, по мнению других (Schneitz et al., 1995) — в третьем слое. Наше исследование свидетельствует о том, что в месте инициации семязачатка в субэпидермальном слое дифференцируется крупная клетка (рис. 1, *3*), которая, как и нижележащие клетки третьего слоя плаценты, делится периклинально (табл. I, *1*). Затем вследствие «смещения» слоев примордия семязачатка относительно исходных слоев плаценты верхняя производная поделившейся субэпидермальной клетки становится археспориальной клеткой, а нижняя производная вместе с дериватами, возникшими в результате делений клеток третьего слоя плаценты, образуют осевой ряд (рис. 1, *4*—*6*; табл. I, *2*, *3*). Такой характер деления клеток плаценты позволяет диагностировать строение нуцеллуса с самых ранних стадий развития — именно под археспорием (в дальнейшем мегаспороцитом и зародышевым мешком) будет формироваться базальная область нуцеллуса.

Согласно гипотезе цито-гистологической зональности, в сформированном примордии семязачатка *A. thaliana* считаем возможным выделить следующие зоны: **периферическую** (эпидермальный слой), **апикальную** (дифференцирующиеся археспориальные клетки в субэпидермальном слое), **латеральную** (клетки субэпидермального слоя ниже уровня археспориальных клеток) и **базальную** (продольные ряды клеток под субэпидермой) (рис. 1, *6*). Дифференциация **переходной** зоны примордия семязачатка (рис. 2, *1*, *2*) происходит в центробежном направлении. Клетки этой зоны имеют двойственное происхождение: одна часть (центральная) образована производными базальной зоны, а другая часть — производными латеральной зоны. Переходная зона представлена одним слоем таблитчатых клеток, который в формирующемся примордии семязачатка как бы разделяет его на две части. На уровне переходной зоны (в дальнейшем формируется гипостаза) одновременно с ее дифференциацией или чуть позже возникают интегументы, выше уровня — нуцеллус, а ниже уровня — халаза и фуникулус (рис. 2, *1*, *2*). Как показали молекулярно-генетические исследования (Groß-Hardt et al., 2002), у *A. thaliana* в верхней части примордия семязачатка экспрессируется ген *WUS*. Синтезируемый при этом специфический белок выступает в роли сигнала, детерминирующего положение будущего внутреннего интегумента (топографически это соответствует переходной зоне примордия семязачатка, согласно представлениям Шамрова, 2002б). Отметим, что некоторые авторы (Schneitz et al., 1995) еще в примордии семязачатка условно выделяют вдоль дистально-проксимальной оси будущие основные элементы семязачатка на том основании, что дистальная (нуцеллус) и прокси-

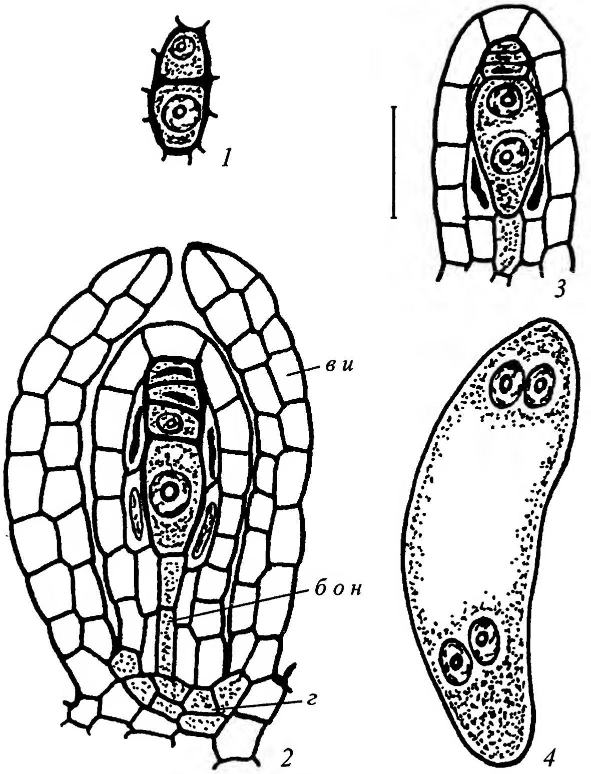


Рис. 3. Строение отдельных структур семязачатка во время мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка у *Arabidopsis thaliana*.

1 — диада мегаспор; *2* — линейная тетрада мегаспор; *3* — 2-ядерный зародышевый мешок, начало дегенерации клеток латеральной области нуцеллуса; *4* — 4-ядерный зародышевый мешок. *в и* — внутренний интегумент. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2. Масштабная линейка — 10 мкм.

мальная (фуникулус) зоны характеризуются радиальной симметрией в отличие от средней зоны (халазы). Однако на ранних стадиях развития, еще до дифференциации инициалей гипостазы и интегументов, примордий семязачатка почти на всем протяжении, за исключением основания, где он контактирует с тканями плаценты и стенки завязи, обладает радиальной симметрией.

Следует обратить внимание на тот факт, что базальная зона примордия семязачатка у *A. thaliana* представлена не одним, а двумя осевыми рядами (рис. 1, *4*—*9*). Однако эта особенность проявляется лишь на продольных медианных срезах в дорзо-вентральной плоскости — в направлении поворота семязачатка (рис. 1, *4*—*6*). При исследовании среза в сечении, ориентированном по отношению к медианному на 90° (в билатеральной плоскости), в примордии и далее формирующемся семязачатке виден только один осевой ряд (рис. 3, 2, *3*). О подобном строении свидетельствует и анализ данных, в том числе иллюстраций, по формированию примордия семязачатка у другого экотипа (Landsberg erecta) *A. thaliana* (Schneitz et al., 1995). Наличие двух продольных рядов свидетельствует о возможности дифференциации в нуцеллусе двух археспориальных клеток, при этом каждой археспориальной клетке соответствует собственный осевой ряд, посредством которого осуществляется связь с проводящей системой плаценты и завязи в целом. В ряде случаев мы наблюдали формирование в субэпидермальном слое двух крупных клеток, отличающихся от окружающих клеток крупными размерами и плотной цитоплазмой (рис. 1, *4*, *5*; табл. I, *2*). В литературе для сем. *Brassicaceae* указывают на образование как одноклеточного, так и многоклеточного археспория (Беляева, Родионова, 1983; Sumner, Van Caeseele, 1988). Другой особенностью является асимметричность строения латеральной зоны примордия семязачатка у *A. thaliana* — клетки субэпидермального слоя не образуют сплошного кольца (на поперечном срезе) вокруг апикальной части археспориальной клетки (рис. 1, *7*).

Нуцеллус. В литературе строение нуцеллуса описывается в самых общих чертах. Указывают чаще всего, что в нем можно выделить эпидермальный и субэпидермальные слои (Robinson-Beers et al., 1992; Schneitz et al., 1995; Schneitz, 2000) или апикальную и базальную части, разрушающиеся в разное время (Соколов, 1975; Беляева, Родионова, 1983). Тип семязачатка по строению и развитию нуцеллуса характеризуют обычно как тенуинуцеллятный. Однако некоторые авторы (Schneitz et al., 1995), исходя из специфики строения нуцеллуса (мегаспороцит расположен непосредственно под эпидермой) и представлений K. Dahlgren (1927), определяют семязачаток как синдермальный и тенуинуцеллятный. Следует отметить, что в сем. *Brassicaceae* описаны тенуинуцеллятные, крассинуцеллятные и семязачатки переходного типа (Беляева, Родионова, 1983). На основании особенностей генезиса нуцеллуса мы считаем возможным отнести семязачаток *A. thaliana* к промежуточному, медионуцеллятному, типу (Shamrov, 1998; Шамров, 1999, 2002б). В нем отсутствует апикальная область, или париетальная ткань (признак тенуинуцеллятного семязачатка), но кроме эпидермы имеются 2-слойная базальная и 1-слойная латеральная области (признак крассинуцеллятного семязачатка) (рис. 2, *2*, *3*; 3, *2*, *3*; 4).

В нуцеллусе с первых стадий развития хорошо выделяется осевая часть (=базальная область), характеризующаяся удлиненными густоплазменными клетками (рис. 2, *1*—*3*). В ходе развития клетки всех слоев сильно вытягиваются. Эпидермальные клетки постепенно уплощаются, их ядра в апикальной части нуцеллуса становятся продолговатыми, а содержимое клеток начинает дегенерировать. Наиболее отчетливо эти процессы проявляются после стадии тетрады мегаспор (рис. 3, *2*). Деструкции подвергаются также клетки латеральной и базальной областей вблизи растущего зародышевого мешка (рис. 3, *3*). В результате этого под зародышевым мешком формируется особая колонковидная структура (рис. 4).

В литературе сохраняющуюся колонковидную халазальную зону нуцеллуса обозначают как «нуцеллярная меристема» (Manant, 1958), «халазальная пролиферирующая ткань» (Schulz, Jensen, 1966, 1971; Pollock, Jensen, 1967), вероятно, из-за делений, происходящих в латеральной области нуцеллуса, в результате чего происходит увеличение слоев. Проведенное нами исследование показало, что эта зона не является структурой *de novo*, возникающей в результате интенсивных делений клеток нуцеллуса вблизи халазы. Она представляет результат специфического развития нуцеллуса и характерна для многих растений с медионуцеллятными семязачатками, у которых в отличие от крассинуцеллятных дифференциация халазальной зоны нуцеллуса на подиум и постамент не произошла. Эта структура ранее нами была определена как постаменто-подиум (Shamrov, 1998; Шамров, 1999). Сочетание признаков постамента и подиума проявляется в следующем: наличие периклинальных делений в латеральной области нуцеллуса (как на начальных стадиях формирования латеральных частей подиума); намечающаяся дифференциация среди клеток базальной области нуцеллуса, проявляющаяся в том, что верхние клетки остаются удлиненными (как при возникновении постамента), а нижние становятся таблитчатыми (как при возникновении инициалей центральной части подиума).

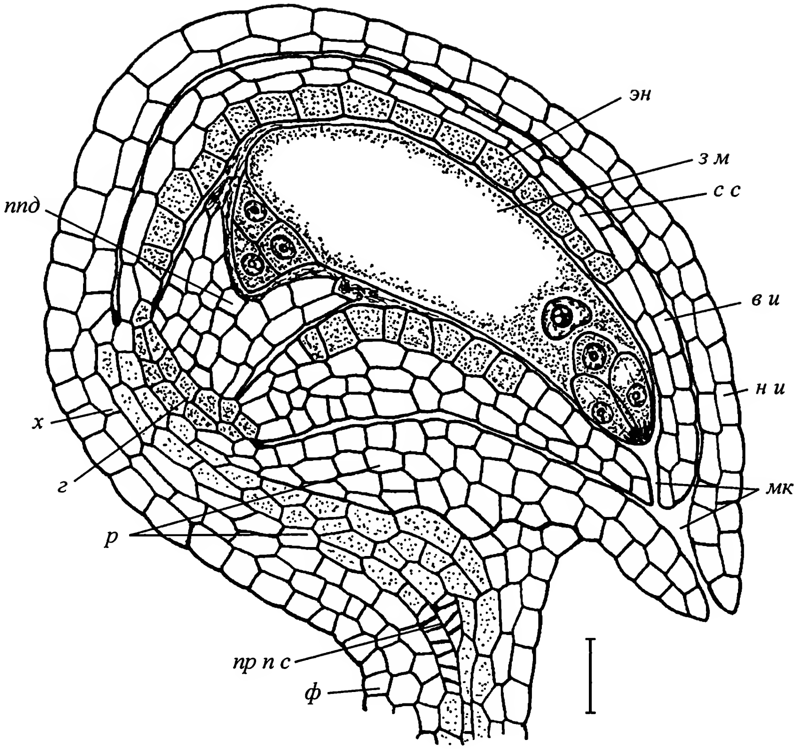


Рис. 4. Семязачаток *Arabidopsis thaliana* перед оплодотворением.

з м — зародышевый мешок, *мк* — микропиле, *н и* — наружный интегумент, *ппд* — постаментоподиум, *пр п с* — проводящий пучок семязачатка, *р* — рафе, *с с* — средний слой, *х* — халаза, *эн* — эндотелий. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2 и 3. Масштабная линейка — 10 мкм.

Клетки постаменто-подиума сохраняют активность до стадии позднего глобулярного зародыша, после чего они постепенно разрушаются (табл. II, *4*). Особенно активно эти процессы происходят в период формирования нуклеарного эндосперма (рис. 5, *1*, *2*; 6, *1*, *2*). Халазальный конец эндосперма, в котором отмечается агрегация большого числа ядер, вероятно, функционирует в качестве гаустория подобно халазальной клетке гелобиального эндосперма, о чем свидетельствуют и литературные данные (Herr, 1999).

Проведенный анализ показал, что постаменто-подиум характерен и для многих других видов сем. *Brassicaceae* (Prasad, 1974, 1979; Vijayaraghavan, Prabhakar, 1981; Беляева, Родионова, 1983). Время его существования варьирует и во многом таксоноспецифично: разрушается до оплодотворения у *Brassica campestris* (Rathore, Singh, 1968), сохраняется до стадии позднего глобулярного у *Arabidopsis thaliana* (наши данные), сердечковидного у *Lepidium sativum*, *Thlaspi arvense* или торпедовидного зародыша у *Brassica rapa* (Prasad, 1979) и может присутствовать в зрелом семени у *C. bursa-pastoris* (Prasad, 1979; Шамров, 2002а).

Интегумент. Семязачаток у *A. thaliana* битегмальный, с зигзагообразным микропиле, образованным обоими интегументами (рис. 4). Интегументы формируются из эпидермальных инициалей (Schneitz et al., 1995) в соответствии с дермальным типом (Шамров, 2003). Первым возникает внутренний интегумент. Заложение интегументов происходит в виде кольцевых валиков, что хорошо видно при исследовании семязачатка под сканирующим электронным микроскопом (Kuang

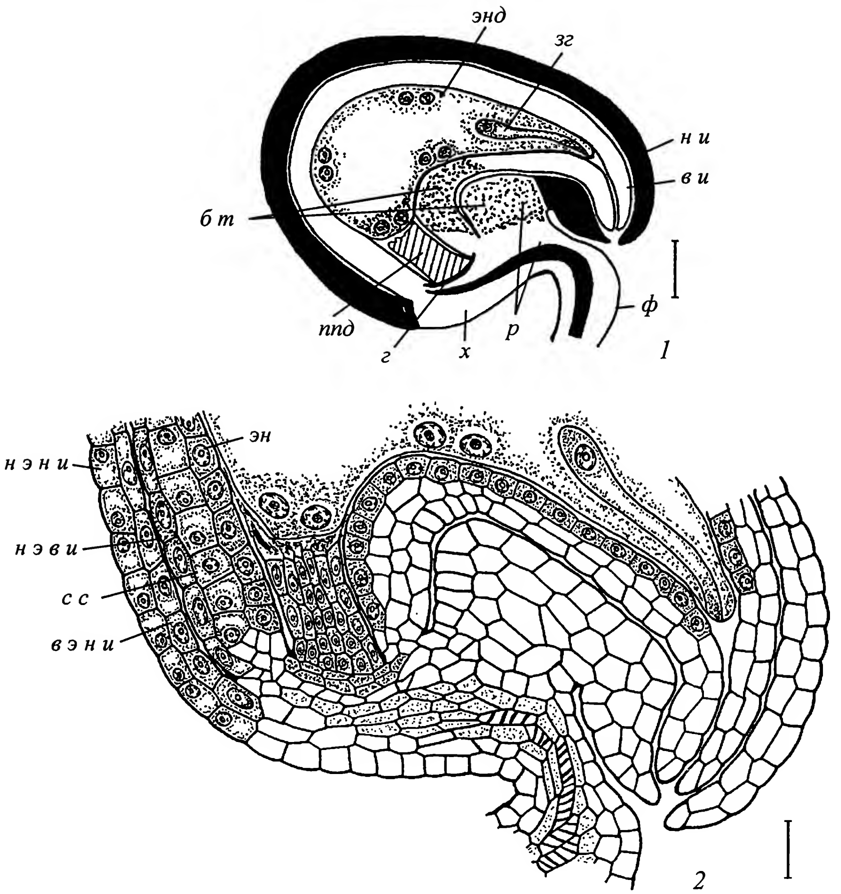


Рис. 5. Формирующееся семя *Arabidopsis thaliana* на стадии зиготы и первых ядер эндосперма.

1 — общий вид семени на продольном срезе, *2* — микропилярная и халазальная части семени. *б т* — «базальное тело», *в э н и* — внутренняя эпидерма наружного интегумента, *зг* — зигота, *н э в и* — наружная эпидерма внутреннего интегумента, *н э н и* — наружная эпидерма наружного интегумента, *энд* — эндосперм. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2—4. Масштабные линейки, мкм: *1* — 20, *2* — 10.

et al., 1995), и способ их развития во многом однотипен. Этому предшествуют интенсивные антиклинальные деления эпидермальных клеток с дорзальной стороны на уровне переходной зоны примордия семязачатка. Возникают вытянутые в радиальном направлении клетки, часть из которых становится инициалями, при этом их размеры, в том числе ядер, увеличиваются. В области инициации интегумента выделяется 2-слойная меристематическая зона (табл. I, *3*). Ее густоплазменные клетки делятся сначала наклонно или периклинально (рис. 2, *1*—*3*), при этом верхушку формирующегося интегумента всегда занимает терминальная инициаль (рис. 3, *2*). Последняя делится только наклонно в бифациальном ритме, отделяя вниз клетку, остающуюся в составе то одного, то другого слоя интегумента (рис. 4).

Следующей особенностью развития интегумента является необычный способ формирования интегументального тапетума, или эндотелия. У растений с эфемерным нуцеллусом (как правило, это тенуинуцеллятные семязачатки) клетки внутренней эпидермы интегумента (внутреннего в битегмальных семязачатках) трансформируются в клетки эндотелия. Однако у *A. thaliana*, как и в случае *C. bursa-pas-*

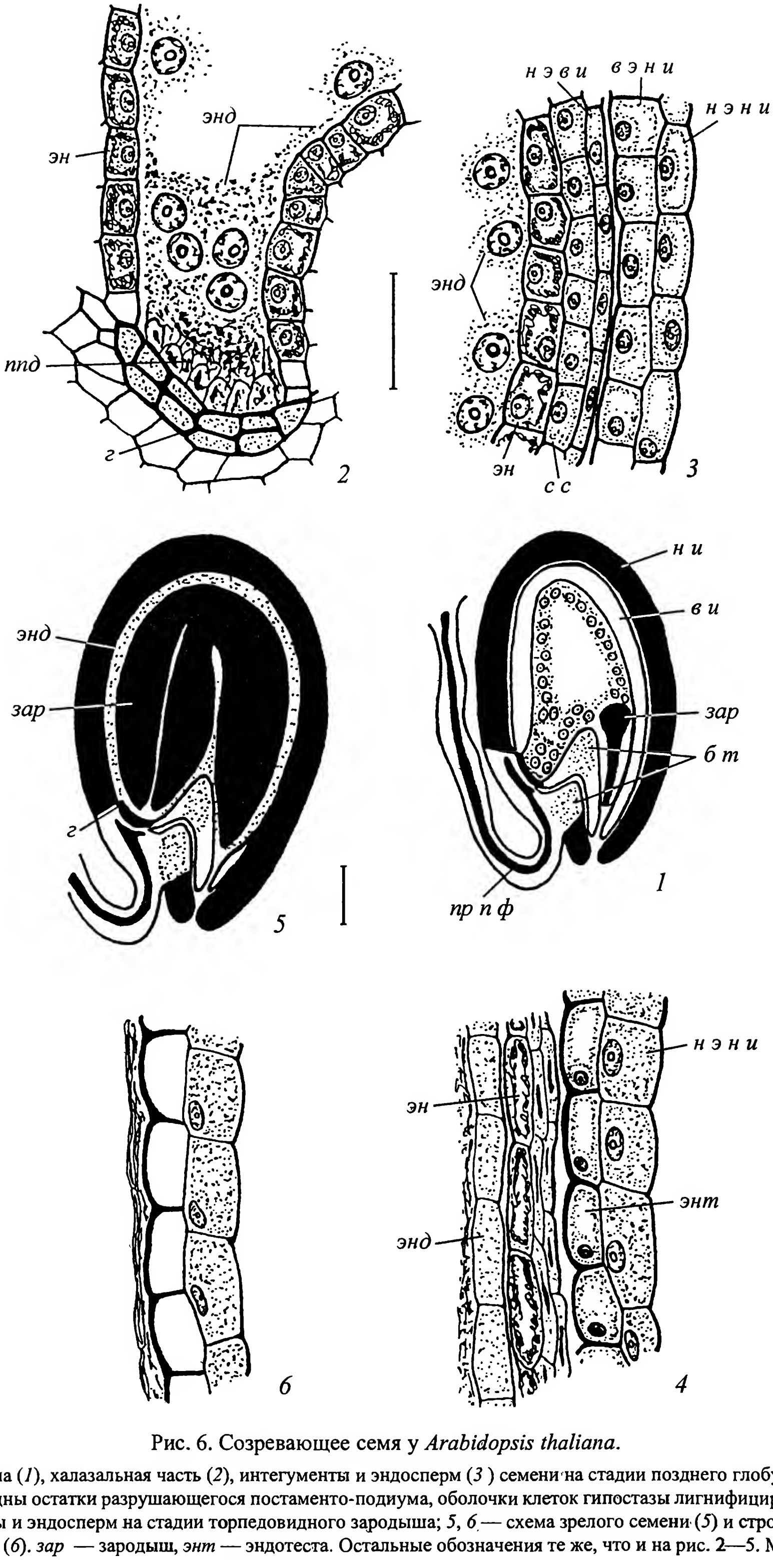


Рис. 6. Созревающее семя у *Arabidopsis thaliana*.

1—3 — схема (*1*), халазальная часть (*2*), интегументы и эндосперм (*3*) семени на стадии позднего глобулярного зародыша, видны остатки разрушающегося постаменто-подиума, оболочки клеток гипостазы лигнифицированы; *4* — интегументы и эндосперм на стадии торпедовидного зародыша; *5*, *6* — схема зрелого семени (*5*) и строение семенной кожуры (*6*). *зар* — зародыш, *энт* — эндотеста. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2—5. Масштабные линейки, мкм: *1*, *5* — 50; *2—4*, *6* — 20.

toris (Шамров, 2002а; Shamrov, 2002), ситуация с дифференциацией эндотелия иная.

В период созревания зародышевого мешка клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента начинают делиться периклинально, причем эти деления являются дифференцирующими: внутрь отделяются клетки больших размеров и с более крупным ядром (табл. II, *2*, *3*). В сформированном семязачатке внутренняя эпидерма становится 2-слойной с абаксиальной стороны (нижняя граница находится на уровне антипод, а верхняя — на уровне вторичного ядра центральной клетки зародышевого мешка) и 3-слойной — с адаксиальной (рис. 4). Внутренний слой преобразуется в эндотелий, а другие слои — в средние. Таким образом, в сформированном семязачатке внутренний интегумент имеет неодинаковое строение: с абаксиальной стороны состоит на большем протяжении из 3, а в области микропиле из 2 слоев, с адаксиальной стороны — из 2—4 слоев.

Наружный интегумент характеризуется некоторой спецификой в развитии. Прежде всего, с абаксиальной стороны он развивается быстрее и это определено вектором поворота семязачатка. С адаксиальной стороны только апикальные производные исходно 2-слойной инициальной зоны являются самостоятельными (рис. 2, *3*) и образуют свободную часть наружного интегумента, входящую в состав экзостома микропиле. Базальные инициальные клетки наружного интегумента вместе с частью инициалей смежной области фуникулуса в ходе конгенитального срастания образуют **рафе**. В конечном счете наружный интегумент оказывается преимущественно 2-слойным и лишь в адаксиальной области число его слоев, входящих в состав рафе, увеличивается до 3—4 в сформированном семязачатке (рис. 4) и 5—6 в процессе зиготогенеза (рис. 5, *2*).

После оплодотворения происходит трансформация клеток интегументов, в результате чего формируется семенная кожура (рис. 5, *1*, *2*; 6, *1*—*6*). В наружном интегументе клетки наружной эпидермы, вытянутые вдоль развивающегося семени на глобулярной (рис. 6, *3*; табл. II, *4*) и сердечковидной стадиях развития зародыша, постепенно увеличиваются в радиальном направлении и со стадии торпедовидного зародыша заполняются слизью. В клетках внутренней эпидермы со стадии торпедовидного зародыша внутренние тангенциальные и бóльшая часть радиальных стенок становятся уплощенными (рис. 6, *4*). Во внутреннем интегументе клетки наружной эпидермы и среднего слоя в ходе развития вытягиваются, сильно вакуолизируются (рис. 5, *2*; 6, *3*; табл. II, *4*), при этом в основании среднего слоя отмечается образование мелких клеток, в результате чего интегумент в базальной части становится 3—4-слойным (рис. 5, *2*). После стадии торпедовидного зародыша клетки наружной эпидермы и среднего слоя почти полностью разрушаются (рис. 6, *4*). Клетки эндотелия также вакуолизируются и со стадии глобулярного зародыша в них начинает накапливаться пигмент (рис. 6, *3*; табл. II, *4*). В дальнейшем они разрушаются и фрагменты оболочек вместе с остатками клеток наружной эпидермы и среднего слоя формируют коричневый пигментный слой, который придает цвет зрелому семени (рис. 6, *6*). Результаты нашего исследования полностью совпадают с данными, полученными ранее (Beeckman et al., 2000).

На основании данных по генезису интегументов можно заключить, что семя у *A. thaliana* эндотестальное, характерное для многих видов сем. *Brassicaceae* (Родионова, 1992). Семенная кожура представлена преимущественно производными наружного интегумента (наружная эпидерма из слизевых клеток и внутренняя эпидерма из клеток с утолщениями — эндотеста) и пигментным слоем из остатков внутреннего интегумента (рис. 6, *6*).

Халаза составляет относительно небольшую часть как семязачатка, так и семени (рис. 4; 5, *1*; 6, *3*) и может быть определена как мезохалаза (Shamrov, 1998; Шамров, 1999, 2004). Проводящий пучок из фуникулуса входит в халазу в виде воронки и заканчивается вблизи гипостазы. В проводящем пучке сформированного семязачатка дифференцируются трахеиды и элементы флоэмы (рис. 4).

Как и у большинства крестоцветных (Bocquet, 1959; Prasad, 1977a, b; Vijayaraghavan, Prabhakar, 1981), у *A. thaliana* в семязачатке формируется **гипостаза**. Причем все авторы описывают ее в основании нуцеллуса и интегументов на границе с халазой. К гипостазе подходит проводящий пучок. Однако генезис гипостазы не был прослежен и ее наличие отмечают лишь перед оплодотворением или во время развития семени. Наше исследование показало, что инициальные клетки гипостазы дифференцируются на стадии археспориальной клетки на уровне основания внутреннего интегумента, причем сначала выделяются центральные клетки (рис. 2, *1*), затем формируется единый слой (рис. 2, *2*, *3*). Таблитчатые клетки гипостазы, ориентированные перпендикулярно оси семязачатка, характеризуются плотной цитоплазмой. Постепенно гипостаза становится 2-слойной и принимает форму чаши (рис. 4). На ранних стадиях эмбриогенеза (поздний глобулярный зародыш) начинается лигнификация клеточных стенок (рис. 6, *2*; табл. II, *4*), после чего содержимое клеток заполняется танинами. В зрелом семени гипостаза сохраняется (рис. 6, *6*).

Фуникулус. Семязачаток фуникулярный. Фуникулус очень длинный. Как уже было указано выше, у *A. thaliana* в ходе конгенитального срастания смежных частей фуникулуса и наружного интегумента возникает синтетическая структура рафе (рис. 2, *3*; 4), что очень важно учитывать при интерпретации морфологического типа семязачатка.

Морфологический тип семязачатка. В ходе развития, начиная со стадии археспориальной клетки (рис. 1, *6*), семязачаток начинает поворачиваться (рис. 2, *1—3*), при этом микропиле оказывается рядом с фуникулусом. Этот процесс сопровождается двусторонним изгибом интегументов в виде дуги (рис. 4). В период формирования семязачатка искривляется и ось зародышевого мешка (рис. 3, *4*; 4). После оплодотворения изгиб семени становится подковообразным (рис. 5, *1*; 6, *1*). Зародыш, достигнув торпедовидной стадии, проходит далее в своем развитии тростевидную и U-образную стадии, когда изгибаются семядоли и верхняя часть гипокотиля, а сам он в виде подковы повторяет изгиб эндосперма от микропиле до гипостазы (рис. 6, *5*).

Поворот семязачатка и семени сопровождается асимметричным ростом интегументов с дорзальной стороны, в результате чего интегументы в этой части оказываются длиннее. Кроме того, в месте вентрального изгиба происходит формирование «базального тела», строение которого широко обсуждается. В его образовании могут принимать участие интегументы, халаза, рафе (Bocquet, 1959; Prasad, 1977b; Bouman, 1992). K. Prasad (1977b) предложил различать 4 типа (Brassica, Farsetia, Lepidium и Coronopus) строения базального тела. Однако критерии, положенные в основу разделения этих типов, не очень четкие. Тем более не понятно, что автор понимал под субхиларной тканью (вероятно, халазу). Анализ литературных и оригинальных данных по развитию семязачатка и семени у *Arabidopsis thaliana* и *Capsella bursa-pastoris* позволяет предположить, что у большинства видов сем. *Brassicaceae* в образовании базального тела принимают участие преимущественно интегументы, которые с адаксиальной стороны семени состоят из большего числа слоев клеток по сравнению с абаксиальной стороной. У *C. bursa-pastoris* интегументы кольцевидные на всем протяжении и базальное тело образовано только ими. В отличие от этого вида, у *A. thaliana* наружный интегумент кольцевидный только с абаксиальной стороны и в области микропиле, тогда как с адаксиальной стороны он полукольцевидный и входит вместе с частью фуникулуса в состав рафе. Таким образом, базальное тело в этом случае образовано внутренним интегументом, интегументальной частью и, возможно, нижележащими несколькими слоями фуникулярной части рафе.

В пользу нашего высказывания о том, что основную роль в образовании «базального тела» играют интегументы, свидетельствуют молекулярно-генетические исследования по изучению морфологии семязачатка у мутантных растений *A. thaliana* (Robinson-Beers et al., 1992; Schneitz et al., 1995; Angenent, Colombo, 1996; Schneitz, 2000). Прежде всего был сделан вывод о независимых программах развития для каждого интегумента семязачатка. Так, семязачатки *ant* мутантов полностью лишены интегументов и напоминают собой спорангиофоры предков семенных растений. У мутантов *ino* возникает только внутренний интегумент, при этом семязачаток напоминает по строению семязачаток голосеменных с одним интегументом. У мутантов *bel*1, *bel*2 и *bel*3 внутренний интегумент не развивается, а вместо наружного интегумента возникает структура в виде колокола. У мутанта *sup* изменяется ход развития семязачатка, который в процессе развития вместо кампилотропного, характеризующегося наличием рафе, становится ортотропным или гемитропным, при этом интегументы оказываются кольцевидными и образуют трубкообразные структуры с радиальной симметрией (Gaiser et al., 1995). Независимые программы развития имеют, вероятно, и слои интегументов, о чем свидетельствуют данные, полученные по развитию семени у *A. thaliana* (экотип Columbia) в условиях невесомости космоса (Kuang et al., 1996). Так, внутренняя эпидерма внутреннего интегумента в земных условиях способна к формообразующей деятельности — образованию эндотелия и одного (с абаксиальной стороны) или двух (с адаксиальной) средних слоев. В условиях космоса средние слои во внутреннем интегументе не обнаружены. Наружный интегумент в основной части состоит из двух слов. Как было указано выше, стенки клеток внутренней эпидермы в процессе развития приобретают вторичные утолщения и образуют эндотесту. В наружной эпидерме клеточные оболочки не утолщаются. В условиях космоса (Kuang et al., 1996), вероятно, сменяется программа развития и в наружном интегументе механическим и защитным слоем семенной кожуры становится экзотеста, а клетки внутренней эпидермы остаются тонкостенными.

Теперь мы хотели бы обсудить морфологический тип семязачатка у *A. thaliana*. В литературе тип семязачатка в сем. *Brassicaceae* определяют по-разному: кампилотропный (Pearson, 1933; Rathore, Singh, 1968), анаамфитропный, анакампилотропный (Беляева, Родионова, 1973), амфитропный (Prasad, 1977b). Данные по морфологическому типу семязачатка у *A. thaliana* противоречивы. По мнению одних авторов, семязачаток до оплодотворения кампилотропный (Соколов, 1975; Schneitz et al., 1995; Schneitz, 2000), а после оплодотворения — анаамфитропный (Соколов, 1975), или амфитропный (Schneitz et al., 1995; Schneitz, 2000). По мнению других (Robinson-Beers et al., 1992; Modrusan et al., 1994), семязачаток у этого вида амфитропный. Некоторые исследователи (Misra, 1962; Webb, Gunning, 1990; Mansfield, Briarthy, 1991a) характеризуют семязачаток у *A. thaliana* как анатропный.

Известно, что в первой классификации морфологических (по общей морфологии) типов семязачатка (Mirbel, 1829) различали ортотропный, или атропный (прямой), анатропный (обращенный), кампилотропный (искривленный) и амфитропный (двусторонне изогнутый) семязачатки. Признаки, по которым можно идентифицировать типы семязачатков, не всегда четкие. Особенно это касается кампилотропных и амфитропных семязачатков. Существует точка зрения, что амфитропные семязачатки отличаются от кампилотропных наличием «базального тела» (Bocquet, 1959; Bocquet, Bersier, 1960). Исходя из степени искривления нуцеллуса и изгибания фуникулуса и сопряженной с этим различной протяженности проводящего пучка, было предложено выделять орто- и анакампилотропные и орто- и анаамфитропные семязачатки (Bocquet, 1959). Некоторые авторы (Corner, 1976; Bouman, Boesewinkel, 1991; Bouman, 1992) применяют термин «кампилотропный семязачаток» ко всем семязачаткам с изогнутым зародышевым мешком. Следует отметить, что наряду с истинно кампилотропным семязачатком выделяют еще обкампилотропный семязачаток, в котором более развитой частью является антирафе по сравнению с рафе (Corner, 1976).

Устойчивость морфологического типа семязачатка, как правило, относительна. В связи с тем что тип семязачатка и его положение в завязи могут меняться в процессе развития, многие авторы предлагают определять тип семязачатка на стадии зрелого зародышевого мешка. Таким образом, при окончательном становлении морфологического типа после оплодотворения, особенно это касается кампилотропного и амфитропного семязачатков, мы должны говорить не о типе семязачатка, а типе семени. Подобную точку зрения высказывали и ранее (Савченко, 1973). Следует подчеркнуть, что литературные данные свидетельствуют о наличии «базального тела» не только в амфитропных, но и в кампилотропных семязачатках. С другой стороны, амфитропными чаще всего называют не семязачатки, а формирующиеся семена. В связи с этим в исследовании, проведенном нами ранее (Шамров, 2006), все многообразие морфологических типов семязачатка по признакам внешней морфологии (без учета положения в завязи, ориентации микропиле относительно его разных частей, степени развития фуникулуса и др.) было сведено к четырем. Статус амфитропного типа семязачатка был признан не действительным.

Предлагаем оригинальную схему морфологических типов семязачатка цветковых растений (рис. 7, *1*—*5*). В основу их разделения были положены следующие критерии: форма морфологической (продольной) оси семязачатка и комплекс определяющих ее элементов; взаимоположение различных элементов в процессе развития; соотношение различных частей семязачатка. Ранее (Шамров, 1999) при обсуждении вопросов топографии нуцеллуса нами с учетом литературных данных было предложено выделять в нем 3 зоны относительно микропиле и халазы семязачатка: микропилярная (над зародышевым мешком), средняя (окружает с боков зародышевый мешок) и халазальная (ниже уровня зародышевого мешка). Исходя из этих представлений, мы сочли возможным выделить в семязачатке 3 основные части: микропилярную (интегументы и нуцеллус на уровне верхней границы зародышевого мешка), халазальную (халаза с проводящим пучком, идущим из фуникулуса, а также гипостаза, интегументы и нуцеллус до нижней границы зародышевого мешка) и среднюю (интегументы и нуцеллус в границах зародышевого мешка). Условно рассмотрены только те модели битегмальных семязачатков, наружный интегумент которых является кольцевидным. Особенности строения фуникулуса (длинный или короткий, прямой или изогнутый, закрученный или складчатый, а также его отсутствие или вхождение в состав рафе и др.) не приводят к принципиально различным морфологическим типам семязачатка, но в значительной степени определяют его положение в завязи, которое может меняться вследствие интеркалярного роста в основании фуникулуса. В ходе всех этих трансформаций происходит постепенное смещение таких структур халазальной части семязачатка, как гипостазы, халазы, проводящего пучка, из орто- в геми- и далее анаположение.

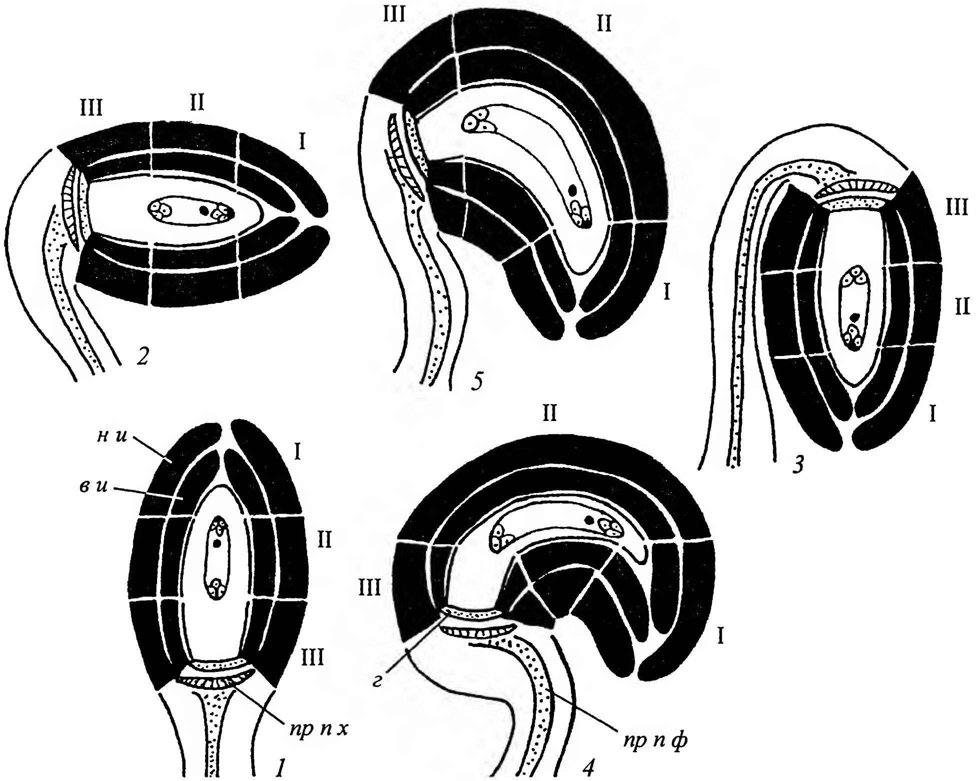


Рис. 7. Морфологические типы семязачатка.

1 — ортотропный, *2* — гемитропный, *3* — анатропный, *4* — ортокампилотропный, *5* — гемикампилотропный. I—III — основные части семязачатка: I — микропилярная, II — средняя, III — халазальная. *пр п ф* — проводящий пучок фуникулуса, *пр п х* — проводящий пучок халазы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2—6.

Морфологические типы семязачатка с прямой осью, проходящей через все его части.

1. ***Ортотропный*** (рис. 7, *1*) — полюса оси не изменяют своего положения (микропиле противолежит плаценте, т. е. под углом в 90° по отношению к плаценте).

2. ***Анатропный*** (рис. 7, *3*) — инверсия полюсов оси, т. е. на 180°, так что микропиле оказывается вблизи плаценты.

3. ***Гемитропный*** (рис. 7, *2*) — ось и ее элементы располагаются под углом в 135° по отношению к плаценте, т. е. между орто- и анаположением.

Морфологические типы семязачатка с прямой осью, проходящей через микропилярную и халазальную части, и изогнутой осью через среднюю часть.

4. ***Ортокампилотропный*** (рис. 7, *4*) — положение халазы, гипостазы и проводящего пучка остается исходным (халазальная часть как в ортотропном семязачатке, а микропилярная — в анатропном).

5. ***Гемикампилотропный*** (рис. 7, *5*) — положение этих структур смещено (халазальная часть как в гемитропном семязачатке, а микропилярная — в анатропном).

Таким образом, орто- и гемикампилотропный типы семязачатка являются синтетическими и в своем строении несут признаки типов с прямой осью, за исключением того, что в средней части морфологическая ось является изогнутой. Следует подчеркнуть, что анакампилотропный семязачаток, на наш взгляд, не существует. В этом случае в ходе дальнейшего смещения структур все части семязачатка постепенно окажутся на одной прямой, при этом микропиле будет вблизи плаценты, т. е. семязачаток станет анатропным (рис. 7, *3*).

В соответствии с разработанными нами принципами типизации и с учетом особенностей строения «базального тела» семязачаток и семя *A. thaliana* следует определить как гемикампилотропный, тогда как у *C. bursa-pastoris* — ортокампилотропный. Из имеющихся в литературе сведений морфологический тип семязачатка, подобный *A. thaliana* (семязачаток с рафе, а наружный интегумент в свободной части с абаксиальной стороны входит в состав экзостома микропиле), убедительно показан для *Reseda lutea* (Manant, 1958; Чабан, Яковлев, 1974), *Brassica campestris* (Rathore, Singh, 1968).

Археспорий, мегаспороцит, зародышевый мешок, эндосперм и зародыш. Специальное исследование по генезису этих структур не проводили. Отметим лишь ряд особенностей в их развитии.

Археспориальная клетка (иногда их 2), дифференцирующаяся в субэпидерме нуцеллуса, непосредственно становится мегаспороцитом без отделения париетальной клетки (рис. 2, *1*—*3*; табл. I, *2*). Мегаспороцит, имеющий удлиненно-округлую форму, вступает в мейоз и формируется линейная тетрада мегаспор (рис. 3, *2*). Зародышевый мешок развивается из халазальной (самой крупной в тетраде) мегаспоры по Polygonum-типу (рис. 3, *2*—*4*; 4; табл. I, *4*, *5*). Перед оплодотворением он состоит из яйцеклетки и двух синергид (нитчатый аппарат хорошо выражен), центральной клетки (полярные ядра уже объединились) и трех антипод, расположенных в виде треугольника (рис. 4).

Эндосперм нуклеарный (рис. 5, *1*, *2*; 6, *1*—*3*), и его свободноядерное состояние длится довольно долго — до среднесердечковидной стадии. Особенностью развития эндосперма является своеобразное поведение нижнего и верхнего ядер, образующихся в результате деления первичной клетки эндосперма. Нижнее ядро мигрирует в халазальную часть эндосперма, делится (рис. 5, *1*, *2*) и в конечном счете возникает подобие халазальной камеры гелобиального эндосперма, которая содержит 4 ядра, заполнена плотной цитоплазмой и как бы изолируется от оставшейся части эндосперма, возникшей в результате деления микропилярного ядра и его производных (рис. 6, *1*, *2*; табл. II, *4*). Халазальная часть эндосперма функционирует как гаусторий, разрушается в процессе развития, а эндосперм семени возникает из дериватов микропилярного ядра. На подобную специфику развития эндосперма указывали и ранее (Herr, 1999). Процесс целлюляризации начинается прежде всего в области дорзального изгиба семени. В халазальной части эндосперм долго остается в виде ядер, при этом наблюдается их агрегация. В зрелом семени эндосперм сохраняется в виде одного хорошо выраженного периферического и остатков внутренних слоев (рис. 6, *5*, *6*). Зародыш развивается в соответствии с Onagrad-типом, и в зрелом семени его семядоли и верхняя часть гипокотиля изогнуты в области общего дорзально-вентрального искривления семени (рис. 6, *6*). Суспензор очень длинный и сохраняется в процессе всего эмбриогенеза.

Проведенный анализ выявил черты сходства в инициации семязачатка на плаценте, развитии примордия семязачатка и формирования его структур у ранее изученного нами вида *Capsella bursa-pastoris* и *Arabidopsis thaliana*: семязачаток кампилотропный, битегмальный, медионуцеллятный, мезохалазальный и фуникулярный. Выявлены различия, которые касаются строения примордия семязачатка (наличие двух осевых рядов у *A. thaliana* вместо одного ряда у *C. bursa-pastoris*), морфологического типа семязачатка (ортокампилотропный у *C. bursa-pastoris* и гемикампилотропный у *A. thaliana*), образования рафе только у *A. thaliana*. Однако основные различия затрагивают, прежде всего, время существования структур, при этом в менее массивном семязачатке *A. thaliana* внутренний интегумент, гипостаза, нуцеллус, халаза дифференцируются на более ранних стадиях, а продолжительность функционирования постаменто-подиума, отдельных слоев интегументов сокращается.

Благодарности

Автор благодарит А. А. Бабро, Г. Ю. Виноградову и Я. В. Осадчего за техническую помощь при подготовке рисунков и фотографий к статье.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48136), гранта президента РФ по поддержке ведущих научных школ РФ (проект № НШ-4834.2006.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляева Л. Е., Родионова Г. Б. Семейство *Brassicaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1983. Т. 2. С. 154—164.

Лутова Л. А. Генетика развития цветка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 2000. Т. 3. С. 355—370.

Полякова Т. Ф. Развитие мужского и женского гаметофитов у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Исследования по генетике. Л., 1964. Т. 2. С. 125—133.

Родионова Г. Б. Сем. *Brassicaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 1992. Т. 4. С. 191—202.

Савченко М. И. Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л., 1973. 190 с.

Соколов І. Д. Розвиток насінного зачатка у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Укр. бот. журн. 1975. Т. 32. № 4. С. 518—521.

Чабан И. А., Яковлев М. С. Эмбриология *Reseda lutea* L. I. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка. Бот. журн. 1974. Т. 59. № 1. С. 24—37.

Шамров И. И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификация структур // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 10. С. 3—35.

Шамров И. И. Морфогенез семязачатка и семени у *Capsella bursa-pastoris* (*Brassicaceae*) // Бот. журн. 2002а. Т. 87. № 2. С. 1—18.

Шамров И. И. Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции // Бот. журн. 2002б. Т. 87. № 10. С. 1—30.

Шамров И. И. Интегумент цветковых растений: происхождение, дифференциация, структура и функции // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 6. С. 1—30.

Шамров И. И. Структурная дифференциация семязачатка цветковых растений: халаза, фуникулус, обтуратор // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 3. С. 1—17.

Яковлев М. С., Алимова Г. К. Эмбриогенез *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (*Cruciferae*) // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 1. С. 12—24.

Angenent G., Colombo L. Molecular control of ovule development // Trends Plant Sci. 1996. Vol. 1. N 7. P. 228—232.

Beeckman T., De Rycke R., Viane R., Inze D. Histological study of seed coat development in *Arabidopsis thaliana* // J. Plant Res. 2000. Vol. 113. P. 139—148.

Bocquet G. The campylotropous ovule // Phytomorphology. 1959. Vol. 9. N 3. P. 222—227.

Bocquet G., Bersier J. D. La valeur systématique de l'ovule: Développements tèratologique // Arch. Sci. (Geneva). 1960. Vol. 13. P. 475—496.

Bouman F. The ovule // Embryology of the angiosperms / Ed. by B. M. Johri. Berlin etc., 1984. P. 123—157.

Bouman F. Structure and functions of the campylotropous ovule // Proc. XI Intern. Symp. «Embryology and seed reproduction» (Leningrad, 1990). St. Petersburg, 1992. P. 88—89.

Bouman F., Boesewinkel F. D. The campylotropous ovules and seeds, their structure and functions // Bot. Jahrb. Syst. 1991. Bd 113. H. 2/3. S. 255—270.

Christensen C. A., King E. J., Jordan J. R., Drews G. N. Megagametogenesis in *Arabidopsis* wild type and *Gf* mutant // Sex Plant Repr. 1997. Vol. 10. N 1. P. 49—64.

Corner E. J. H. The seeds of dicotyledons. Cambridge etc., 1976. Vol. 1. 311 p.; Vol. 2. 552 p.

Dahlgren K. V. O. Die Morphologie des Nuzellus mit besonderer Berucksichtigung der Deckzellosen Typen // Jahrb. Wiss. Bot. 1927. Bd 67. H. 2. S. 374—426.

Franzmann L., Patton D. A., Meinke D. W. In vitro morphogenesis of arrested embryos from lethal mutants of *Arabidopsis thaliana* // Theor. Appl. Genet. 1989. Vol. 77. P. 609—616.

Gaiser J. C., Robinson-Beers K., Gasser C. The *Arabidopsis SUPERMAN* gene mediates asymmetric growth of the outer integument of ovules // Plant Cell. 1995. Vol. 7. P. 333—345.

Gasser C. S., Robinson-Beers K. Pistil development // Plant Cell. 1993. Vol. 5. P. 1231—1239.

Groß-Hardt R., Lenhard M., Laux T. WUSHEL signaling functions in interregional communication during *Arabidopsis* ovule development // Genes and Development. 2002. Vol. 16. P. 1129—1138.

Health J. D., Weldon R., Monnot C., Meinke D. W. Analysis of storage proteins in normal and aborted seeds from embryo-lethal mutants of *Arabidopsis thaliana* // Planta. 1986. Vol. 169. P. 304—312.

Herr J. M. Endosperm development in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 1999. Vol. 41. N 1. P. 103—109.

Hill J. L., Lord D. R. Floral development in *Arabidopsis thaliana* — a comparison of the wild-type and the homeotic *pistillata* mutant // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67. P. 2922—2936.

Hill J. L., Lord D. R. Wild-type flower development: gynoecial initiation // *Arabidopsis*: an atlas of morphology and development / Ed. by Bowman J. New York, 1994. P. 158—159.

Holding D. R., Springer P. S. The *Arabidopsis* gene *PROLIFERA* is required for proper cytokinesis during seed development // Planta. 2002. Vol. 214. N 3. P. 373—382.

Janošević D., Budimir S. Shoot apical meristem structure and *STM* expression in has mutant of *Arabidopsis thaliana* // Biol. Plantarum. 2006. Vol. 50. N 2. P. 193—197.

Kuang A., Musgrave M. E., Matthews S. W. et al. Pollen and ovule development in *Arabidopsis thaliana* under spaceflight conditions // Amer. J. Bot. 1995. Vol. 82. N 5. P. 585—595.

Kuang A., Xiao Y., Musgrave M. E. Cytochemical localization of reserves during seed development in *Arabidopsis thaliana* under spaceflight conditions // Ann. Bot. 1996. Vol. 78. N 3. P. 343—351.

Laux T., Jürgens G. Establishing the body plant of the *Arabidopsis* embryo // Acta Bor. Neerl. 1994. Vol. 43. N 3. P. 247—260.

Manant P. Observations sur le développement des annexes embryonnaires chez quelques Résédacées // Bull. Soc. Bot. Nord France. 1958. T. 11. N 4. P. 179—189.

Mansfield S. G., Briarthy L. G. Development of free-nuclear endosperm in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Arabidopsis Inf. Serv. 1990a. Vol. 27. P. 53—64.

Mansfield S. G., Briarthy L. G. Endosperm cellularization in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Arabidopsis Inf. Serv. 1990a. Vol. 27. P. 65—72.

Mansfield S. G., Briarthy L. G. Early embryogenesis in *Arabidopsis thaliana*. I. The mature embryo sac // Can. J. Bot. 1991a. Vol. 69. P. 461—476.

Mansfield S. G., Briarthy L. G. Early embryogenesis in *Arabidopsis thaliana*. II. The developing embryo // Can. J. Bot. 1991b. Vol. 69. P. 461—476.

Marilyn A., West L., Harada J. J. Embryogenesis in higher plants: an overview // Plant Cell. 1993. Vol. 5. P. 1361—1369.

Meinke D. W. Embryo-lethal mutants of *Arabidopsis thaliana*: analysis of mutants with a wide range of lethal phases // Theor. and Appl. Genet. 1985. Vol. 69. P. 543—552.

Meinke D. W. Embryo-lethal mutants and the study of plant embryo development // Oxford Surv. Plant Molec. Biol. 1986. Vol. 3. P. 122—165.

Meinke D. W. Embryonic mutants of *Arabidopsis thaliana* // Development and Genes. 1991. Vol. 12. P. 382—392.

Meinke D. W., Sussex I. M. Embryo-lethal mutants of *Arabidopsis thaliana*. A model system for genetic analysis of plant embryo development // Develop. Biol. 1979. Vol. 72. P. 50—61.

Mirbel C. F. B. Nouvelles recherches sur la structure et les développements de l'ovule végétale // Ann. Sci. Nat. Bot. 1829. T. 17. P. 302—318.

Misra R. C. Contribution to the embryology of *Arabidopsis thaliana* (Gay&Monn.) // Agra Univ. J. Res. (Sci.). 1962. Vol. 11. Part III. P. 191—200.

Modrusan Z., Reiser L., Fischer R. L., Haughn G. W. Ontogeny of the wild-type ovule // *Arabidopsis*: an atlas of morphology and development / Ed. by J. Bowman. New York, 1994. P. 302—303.

Pearson O. H. Study of the life history of *Brassica oleracea* // Bot. Gaz. 1933. Vol. 94. N 3—4. P. 534—550.

Pollock E. G., Jensen W. A. Ontogeny and cytochemistry of the chalazal proliferating cells of *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic. // New Phytol. 1967. Vol. 66. N 3. P. 413—417.

Prasad K. Gametophyte, structure and development of seed in *Eruca sativa* Mill. // J. Indian Bot. Soc. 1974. Vol. 54. N 1. P. 24—33.

Prasad K. Seed coat structure and development in *Lepidium sativum* L. and *Thlaspi perfoliatum* L. (*Cruciferae*) // Bot. Jahrb. Syst. 1977a. Bd 97. H. 4. S. 508—514.

Prasad K. The development and structure of basal body in the ovule and seed of certain species of *Cruciferae* // Bot. Jahrb. Syst. 1977b. Bd 98. H. 2. S. 266—272.

Prasad K. Morphology and histochemistry of the nucellus and endosperm in certain species of *Cruciferae* // Bot. Jahrb. Syst. 1979. Bd 100. H. 4. S. 536—541.

Rathore R. K. S., Singh R. P. Embryological studies in *Brassica campestris* var Yellow Sarson Prain // J. Indian Bot. Soc. 1968. Vol. 47. N 3—4. P. 341—349.

Robinson-Beers K., Pruitt R. E., Gasser C. Ovule development in wild-type *Arabidopsis* and two female-sterile mutants // Plant Cell. 1992. Vol. 4. P. 1237—1249.

Schneitz K. The genetic analysis of ovule development // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепция. СПб., 2000. Т. 3. С. 370—378.

Schneitz K., Hulskamp M., Pruitt R. E. Wild-type development in *Arabidopsis thaliana*: light microscope study of cleared whole-mount tissue // Plant J. 1995. Vol. 7. N 5. P. 731—749.

Schulz P., Jensen W. A. Capsella embryogenesis: the chalazal proliferating tissue // J. Cell Sci. 1971. Vol. 18. P. 201—227.

Schulz S. R., Jensen W. A. Ultrastructure and histochemistry of the chalazal proliferating cells in the ovule of *Capsella bursa-pastoris* // Amer. J. Bot. 1966. Vol. 53. N 6. Part II. P. 605.

Sessions R. A. Arabidopsis (*Brassicaceae*) flower development and gynoecium patterning in wild type and *ettin* mutants // Amer. J. Bot. 1997. Vol. 84. N 9. P. 1179—1191.

Shamrov I. I. Ovule classification in flowering plants — new approaches and concepts // Bot. Jahrb. Syst. 1998. Vol. 120. N 3. P. 377—407.

Shamrov I. I. Ovule and seed in *Capsella bursa-pastoris* (*Brassicaceae*) with peculiar development pattern of endothelium formation // Acta Biol. Cracov. Ser. Biol. 2002. Vol. 44. N 1. P. 79—90.

Skinner D. J., Hill T. A., Gasser C. S. Regulation of ovule development // Plant Cell. 2004. Vol. 16. P. 832—845.

Smyth D. R., Bowman J. L., Meyerowicz E. M. Early flower development in *Arabidopsis* // Plant Cell. 1990. Vol. 2. P. 755—767.

Sumner M. J., van Caeseele L. Ovule development in *Brassica campestris*: a light microscope study // Can. J. Bot. 1988. Vol. 66. N 12. P. 2459—2469.

Vijayaraghavan M. R., Prabhakar K. Ontogenetical and histochemical studies on chalazal proliferating tissue in *Iberica amara* and *Alyssum maritimum* // Beitr. Biol. Pflanzen. 1981. Bd 56. H. 1. S. 7—17.

Webb M. C., Gunning B. E. S. Embryo sac development in *Arabidopsis thaliana*. I. Megasporogenesais, including the microtubular cytoskeleton // Sex Plant Repr. 1990. Vol. 4. N 4. P. 244—256.

Webb M. C., Gunning B. E. S. The microtubular cytoskeleton during development of the zygote, proembryo and free-nuclear endosperm in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Planta. 1991. Vol. 184. P. 187—195.

Webb M. C., Gunning B. E. S. Embryo sac development in *Arabidopsis thaliana*. II. The cytoskeleton during megagametogenesis // Sex Plant Repr. 1994. Vol. 7. N 2. P. 153—163.

SUMMARY

Paracarpous gynoecium in *Arabidopsis thaliana* is characterized by postgenital fusion of two carpels into a single structure resulting to false two-celled ovary. The ovular primordium is initiated by periclinal cell divisions of both subdermal and third layers of the placenta. The ovule is hemicampylotropous, medionucellate, funicular and bitegmic, with raphe. Micropyle is formed by both integuments. During the development the cells of the micropylar and middle nucellar zones degenerate, the persisting chalazal zone assuming the shape of a column (the postamento-podium). The integuments are of epidermal origin. During embryo sac formation the inner epidermis cells of the inner integument begin to divide periclinally resulting a middle layer and an endothelium. The integuments have different structure in the mature ovule: the inner integument mainly consists of three layers, besides micropyle, and outer integument is preferably two-layered. «The basal body» (cell layers in curving region from adaxial side of the seed) is formed by 3—4-layered inner integument and 5—6-layered outer one, which is in the raphe together with a funiculus. The cells of the outer integument are as a whole in the seed coat: outer epidermal mucilaginous layer and inner mechanical layer (endotesta) consisting of cells with thickened radial and inner tangential walls. The inner integument persists as a pigment layer

of the seed. The hypostase is two-layered and is preserved in the mature seed, its cell walls being to lignified.

Original scheme of morphological ovule types was proposed. These types were separated on following criteria: form of morphological (longitudinal) axis and complex of elements of the ovule composing this axis; interrelation of different elements during ovule development; balance of different ovule parts. Types are united into two groups depending on form of morphological axis: types with straight axis passing through all parts of the ovule (orthotropous, anatropous and hemitropous); types with straight axis passing through micropylar and chalazal parts of the ovule and curved axis via middle part (ortho-campylotropous and hemi-campylotropous).

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.272.74 + 581.42(268.46 + 252.47 + 282.05) + 575.85

© **О. В. Максимова,[1] Н. С. Мюге[2]**

НОВЫЕ ДЛЯ БЕЛОГО МОРЯ ФОРМЫ ФУКОИДОВ (*FUCALES*, *PHAEOPHYCEAE*): МОРФОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ, ПРОИСХОЖДЕНИЕ

O. V. MAXIMOVA, N. S. MUGUE. THE FUCOID ALGAE (*FUCALES*, *PHAEOPHYCEAE*) NEW TO THE WHITE SEA: MORPHOLOGY, ECOLOGY, ORIGIN

[1] Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН
117997 Москва, Нахимовский пр., 36
Факс (495) 124-59-83
E-mail: ovmaximova@mail.ru
[2] Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН
119991 Москва, ул. Вавилова, 26
Факс (495) 135-80-12
E-mail: mugue@mail.ru

Поступила 09.10.2006

В Кандалакшском заливе Белого моря обнаружены 3 новые для бассейна фукусовые водоросли, обитающие в условиях опреснения на рыхлых грунтах в сочетании с высшей водной растительностью. В результате исследования ДНК для установления родственных связей показана генетическая идентичность двух обнаруженных форм фукоидов с *Fucus vesiculosus* и одной с *Ascophyllum nodosum*. Бентоплейстонный фукус, обитающий в зарослях *Zostera marina*, описан впервые как *F. vesiculosus* ecad *vehovianus*. Карликовый «мохообразный» фукус (*F. vesiculosus* ecad *muscoides*) известен из других районов Мирового океана, в том числе и как самостоятельный вид *F. cottonii*. Для карликового *Ascophyllum nodosum* предложено новое название *A. nodosum* ecad *muscoides*. На основе генетического анализа и полевых наблюдений показано, что эти фукоиды являются экологическими формами (экадами) указанных видов, а не самостоятельными видами. Обнаружено непосредственное отрастание «мохообразных» фукоидов от захороненных в илистопесчаном грунте фрагментов крупных талломов: карликового фукуса от остатков талломов *F. vesiculosus*, карликового аскофиллума от талломов неприкрепленного *A. nodosum* ecad *scorpioides*.

Ключевые слова: фукоиды, морфологическая изменчивость, карликовые и бентоплейстонные формы, экологические формы, анализ ДНК, полимеразная цепная реакция (ПЦР), соленые марши, эстуарии, Белое море.

В 1996 г. в Кандалакшском заливе Белого моря было найдено несколько необычных макроводорослей. Их принадлежность к фукусовым не вызывала сомнений: было очевидно, что две из них относятся к роду *Fucus* L., а третья является модификацией *Ascophyllum nodosum* Le Jolis. Главными их особенностями были отсутствие органов прикрепления к субстрату и воздушных пузырей, а для двух из них — карликовость талломов и отсутствие органов размножения. В имеющейся литературе по альгофлоре региона (Зинова, 1953; Кузнецов, 1960; Возжинская, 1971, 1986; Петров, 1973; Возжинская, Лучина, 1995) их описаний не оказалось. Нами (Максимова, 1980) была описана локальная популяция карликового *Fucus vesiculosus* L. из устья речки Кислая (район Кузокоцкого п-ова, Кандалакшский залив), но его талломы были прикреплены к мелким камням под слоем намытого песка и несли множественные апикальные рецептакулы. В статье по морфологии бело-

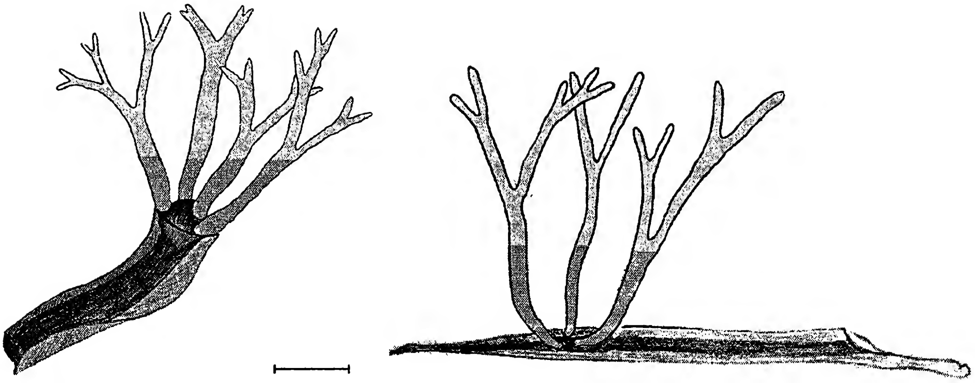


Рис. 1. «Мохообразный» фукус, отрастающий от захороненных в грунте фрагментов талломов обычного фукуса.

Темным выделены части талломов, находившиеся под поверхностью грунта (рисунок с натуры О. Максимовой). Масштабная линейка — 1 см.

морского *F. vesiculosus*, собранного в эстуарии р. Кереть (Ruuscanen, Bäck, 2002), отмечается лишь уменьшение всех морфологических показателей талломов вдоль градиента солености по направлению от моря, но упоминаний о карликовых формах нет.

Подобные формы из родов *Fucus*, *Ascophyllum* Stackh., *Pelvetia* Decaisne et Thuret, *Cystoseira* C. Ag., *Hormosira* Menegh. были описаны из многих регионов Мирового океана, главным образом в сообществах соленых маршей и эстуариев. Их объединяют в экологическую группу или мегэкаду *limicola* (ильная) и выделяют собственно маршевые формы, часто карликовые, погруженные основанием таллома в субстрат, и неприкрепленные, свободно лежащие на грунте, бентоплейстонные формы (Baker, Bohling, 1916). Несмотря на двухвековую историю изучения, до сих пор нет единого мнения по поводу таксономического положения и происхождения маршевых фукоидов. В основном дискутируется вопрос о том, следует ли считать их самостоятельными видами или же только формами известных видов, обитающих в «нормальных» условиях (Максимова, 2007).

В последующие годы (вплоть до 2006 г.) нами были найдены новые местообитания этих фукоидов в Кандалакшском заливе. В 1997 г. мы обнаружили, что талломы карликового фукуса иногда отрастают от захороненных в грунте остатков талломов крупных фукоидов (рис. 1). Их состояние не позволяло идентифицировать видовую принадлежность. Стало ясно, что необходим генетический анализ.

В 2002 г. был отобран материал для анализа ДНК, чтобы установить родственные связи новых фукоидов с известными беломорскими видами, прежде всего с *Fucus vesiculosus* и *F. distichus* L. emend. Powell, поскольку в исследованном в 1996 г. районе обитают только эти два вида. Их морфологическая изменчивость хорошо известна: для них обоих описано несколько форм, в том числе обитающих в Белом море (Зинова, 1953; Powell, 1957; Петров, 1965; Возжинская, 1971).

Цель настоящей статьи — описание впервые найденных в Белом море карликовых и бентоплейстонных форм фукоидов и обсуждение их таксономического статуса.

Район исследований. Биота и условия среды

Три фукоида, о которых пойдет речь, первоначально были найдены Беломорской экспедицией Института океанологии РАН (ИО РАН) в губе Чернореченская (Кандалакшский залив Белого моря): в ее кутовой части (губа Грязна́я), в зоне влияния стока р. Черная, а также в районе порога, отделяющего эстуарий р. Черная от моря. Впоследствии они были обнаружены нами и в других местообитаниях, как в губе Черноречeнская (на о-ве Оленевский, на материковом берегу возле Кривого порога, в губе Лапшагинская), так и в проливе Великая Салма, в районе Беломорской биологической станции (ББС) им. Н. А. Перцова МГУ (рис. 2).

1) Губа Грязна́я. Осушная зона около 150 м шир. практически лишена крупной растительности (единичные кусты *F. vesiculosus* на редких валунах и галофит *Ruppia maritima* L.) и представляет собой песчано-илистую литораль, переходящую в развитый соленый марш с обильной высшей растительностью (*Puccinellia maritima* (Huds.) Parl., *P. phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr., *P. pulvinata* (Fries) V. Krecz., *Juncus atrofuscus* Rupr., *Carex subspathacea* Wormsk. ex Hornem. и др.) (здесь и далее определения высших растений Д. Д. Соколова). В нижней литорали — верхней сублиторали существуют обширные заросли взморника (*Zostera marina* L.), осушающиеся на 1—3 ч только во время сизигийных отливов. На дне и поверх зостеры развиваются маты зеленых нитчатых водорослей (*Cladophora* sp. и др.). Именно здесь впервые обнаружен новый бентоплейстонный фукус, который был встречен также в выбросах на границе литорали и маршевой растительности и в лужах на соседнем песчаном пляже.

2) Пляж и особенно мыс Песчаный на границе губы Грязной и эстуария характеризуются более обильной донной растительностью: здесь обитают *F. vesiculosus* (от средней литорали до верхней сублиторали), *A. nodosum* (нижняя литораль—верхняя сублитораль), *F. distichus* f. *edentatus* (De la Pyl.) Powell (верхняя сублитораль), а также разнообразные цветковые галофиты. Проективное покрытие дна фукоидами на мысу достигает 100 %. Ширина осушной зоны в районе мыса Песчаный 90 м. Грунт — промытый песок. Имеются обширные поселения полихеты *Arenicola marina* L., в поясе фукоидов в массе развивается *Mytilus edulis* L. Среди эпибионтов фукоидов преобладают мидии, брюхоногие моллюски (*Littorina* spp.) и ракообразные (гаммариды), а также *Elachista fucicola* (Velley) Aresch. и *Cladophora* sp. В сублиторали кроме фукоидов обычны *Chorda filum* (L.) Lam., *Halosiphon tomentosus* (Lyngb.) Jaasund, а также разреженные заросли зостеры. Из красных водорослей встречается только эпифитная или неприкрепленная *Polysiphonia fucoides* (Huds.) Grev. В верхней литорали отмечен карликовый фукус, обитающий в куртинах галофитов (*Aster tripolium* L., *Plantago maritima* L., *Salicornia europaea* L. и др.).

3) В эстуарии р. Черная донная растительность обильна и довольно богата флористически. Доминируют *F. vesiculosus*, *F. distichus* f. *edentatus*, *H. tomentosus*, *Chordaria flagelliformis* (Müll.) C. Ag., *Desmarestia aculeata* (L.) Lam. (*Phaeophyceae*). Зеленые водоросли немногочисленны (в основном кладофора), красные встречаются крайне редко. Имеются заросли зостеры. Практически все дно покрыто мощными колониями мидий, на которых кормятся бесчисленные морские звезды. Литораль узкая, от 15 до 25—30 м, в ее верхней и средней частях развиты плотные заросли высшей водной растительности (*R. maritima*, *S. europaea*, *A. tripolium*, *P. maritima*, *Triglochin maritima* L., *Glaux maritima* L. и др.), в нижнем ярусе которой обитают карликовые *Fucus* и *Ascophyllum*. Здесь же обильно представлена неприкрепленная водоросль *A. nodosum* ecad *scorpioides* (Horn.) Hauck, характерная

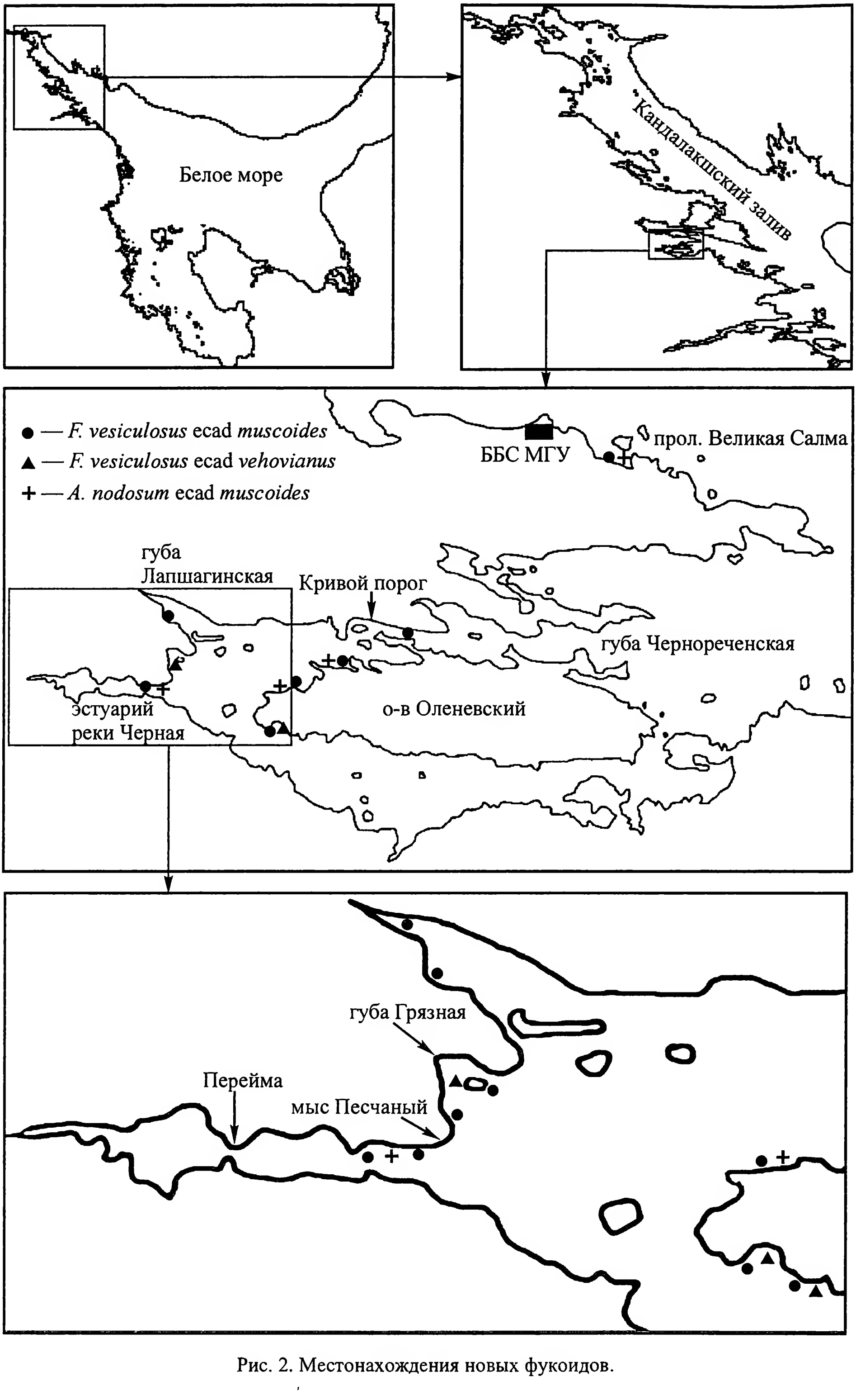


Рис. 2. Местонахождения новых фукоидов.

для опресненных местообитаний с рыхлыми грунтами. Изредка встречается *A. nodosum* ecad *mackaii* (Turner) Cotton. Среди галофитов регулярно обнаруживаются обрывки талломов фукоидов (главным образом *F. vesiculosus*), принесенные течениями, часто — с рецептакулами. Обычно они активно пролиферируют, что характерно для отделенных от субстрата макрофитов (Baker, Bohling, 1916; den Hartog, 1959; Лучина и др., 1993).

Морская растительность распространена вверх по эстуарию вплоть до верхнего порога (местное название — Перейма). Здесь обитает *F. vesiculosus*, имеющий мелкие, темные талломы и маленькие, часто уродливые, рецептакулы, в которых, однако, вызревают вполне жизнеспособные половые продукты. *Z. marina* продвигается еще выше по эстуарию, неся на своих листьях почти полностью скрывающий их диатомовый перифитон, основой которого служит крупная диатомея *Brebissonia boeckii* (Ehrenb.) E. O'Meara (определение Ф. В. Сапожникова). В литоральных ваннах обильны нитчатые зеленые водоросли, главным образом *Cladophora* sp. и *Enteromorpha* sp.

Существенный компонент альгоценозов, как в районе пляжа и мыса Песчаный, так и в эстуарии, — цианобактерия *Rivularia atra* Roth ex Bornet et Flahault. Она обитает и на каменистом, и на рыхлых субстратах, образуя наиболее массовые скопления в нижнем ярусе галофитов. *Rivularia* также эпифитирует на стволике и нижних ветвях *F. vesiculosus*, а в нижней и средней литорали является топическим конкурентом молоди фукуса (Maximova, 1999).

Волновая активность в районе низка: максимальные значения волнения не превышают 2 баллов, максимальная скорость течения достигает 0.4 м/с. Скорость приливо-отливных течений составляет 1—3 см/с (Бурковский, 1992).

Опреснение за счет стока р. Черная сказывается на всем протяжении побережья губы Грязная. В зависимости от сезона и направления ветра соленость воды колеблется от 8—10 (весна) до 19—21 ‰ (лето). В жаркие годы соленость воды над поверхностью грунта достигает 30 ‰. В верхней, наиболее опресняемой, части эстуария соленость весной падает до 0—1, а летом достигает 5—7 ‰. На границе распространения *F. vesiculosus* (у Переймы) соленость в течение года меняется от 0—1 до 9—16 ‰. Колебания солености в эстуарии в течение приливо-отливного цикла составляют от 1 до 17 ‰ (Бурковский, 1992; Мазей, 2002; Удалов и др., 2005).

Температура прибрежной воды крайне изменчива: в течение года она колеблется от −1 °С до 22—24 °С. На поверхности грунта суточные колебания температуры летом достигают 20 °С (Бурковский, 1992). По нашим наблюдениям, температура подповерхностного слоя воды (глубина 1—2 см) в сезон плодоношения фукоидов (конец июня—сентябрь) колеблется от 14 до 25 °С.

Сероводородное заражение грунта начинается на глубине около 1 (0—5) см (Бурковский, 1992; Удалов и др., 2005); в местах произрастания карликовых фукоидов — от 1 до 2 см.

4) Губа Лапшагинская, особенно в своей кутовой части, характеризуется значительным ручьевым опреснением и сильной заиленностью грунта. Высшая водная растительность немногочисленна и представлена главным образом *Ruppia maritima*. Здесь мы обнаружили одни из самых обильных зарослей карликового фукуса.

5) Для мористой, северо-восточной, оконечности о-ва Оленевский характерны интенсивная волновая активность, большая сортированность грунта и меньшее опреснение. Донная флора богата: помимо упомянутых выше видов появляются многочисленные багрянки (*Ptilota*, *Odonthalia*, *Chondrus*, *Palmaria* и др.), *Fucus serratus* L. и *F. distichus* f. *latifrons* (Foslie) Ju. Petr., в верхней литорали — *Pelvetia canaliculata* (L.) Dcne et Thur. Фукоиды здесь существенно крупнее, а их биомасса вы-

ше. Однако для кутовых участков губ обычны локальное опреснение (ручьи), песчано-илистый грунт, более или менее плотные заросли галофитов и интенсивное развитие матов зеленых нитчатых водорослей. Новые фукоиды были найдены нами в основном именно в этих местообитаниях.

6) Участок побережья пролива Великая Салма, на котором были найдены карликовые фукус и аскофиллум, сходен по своим абиотическим и биотическим условиям с литоралью эстуария р. Черная: мягкие заиленные грунты, опреснение за счет многочисленных ручьев, обильная галофитная растительность.

Таким образом, новые модификации фукоидов были обнаружены в местах, сходных по набору факторов среды. Следует отметить, однако, что карликовый фукус встречается также и на галечно-валунной литорали, без заметных признаков опреснения и заиления грунта, но непременно в сочетании с галофитами.

Материал и методика

Материал для анализа ДНК собрали летом 2002 г. в кутовой части Чернореченской губы (губа Грязная), в эстуарии р. Черная и на о-ве Оленевский. Были отобраны образцы новых фукоидов и характерных беломорских видов. От талломов отрезали свободные от обрастания апикальные кусочки 2—3 см дл. и массой 1.1—2.2 г, помещали их в полиэтиленовые сцинтилляционные флаконы объемом 20 мл и фиксировали этанолом (96 %). В течение 24—48 ч этанол полностью заменяли новым.

Были исследованы: *F. vesiculosus*, типичная форма, о-в Оленевский; карликовый *Fucus*, эстуарий р. Черная; неприкрепленный *Fucus*, обитающий в зарослях зостеры, губа Грязная; *F. distichus* f. *latifrons*, о-в Оленевский; *A. nodosum* f. *nodosum*, о-в Оленевский; *A. nodosum* ecad *scorpioides*, эстуарий р. Черная; карликовый *A. nodosum*, эстуарий р. Черная.

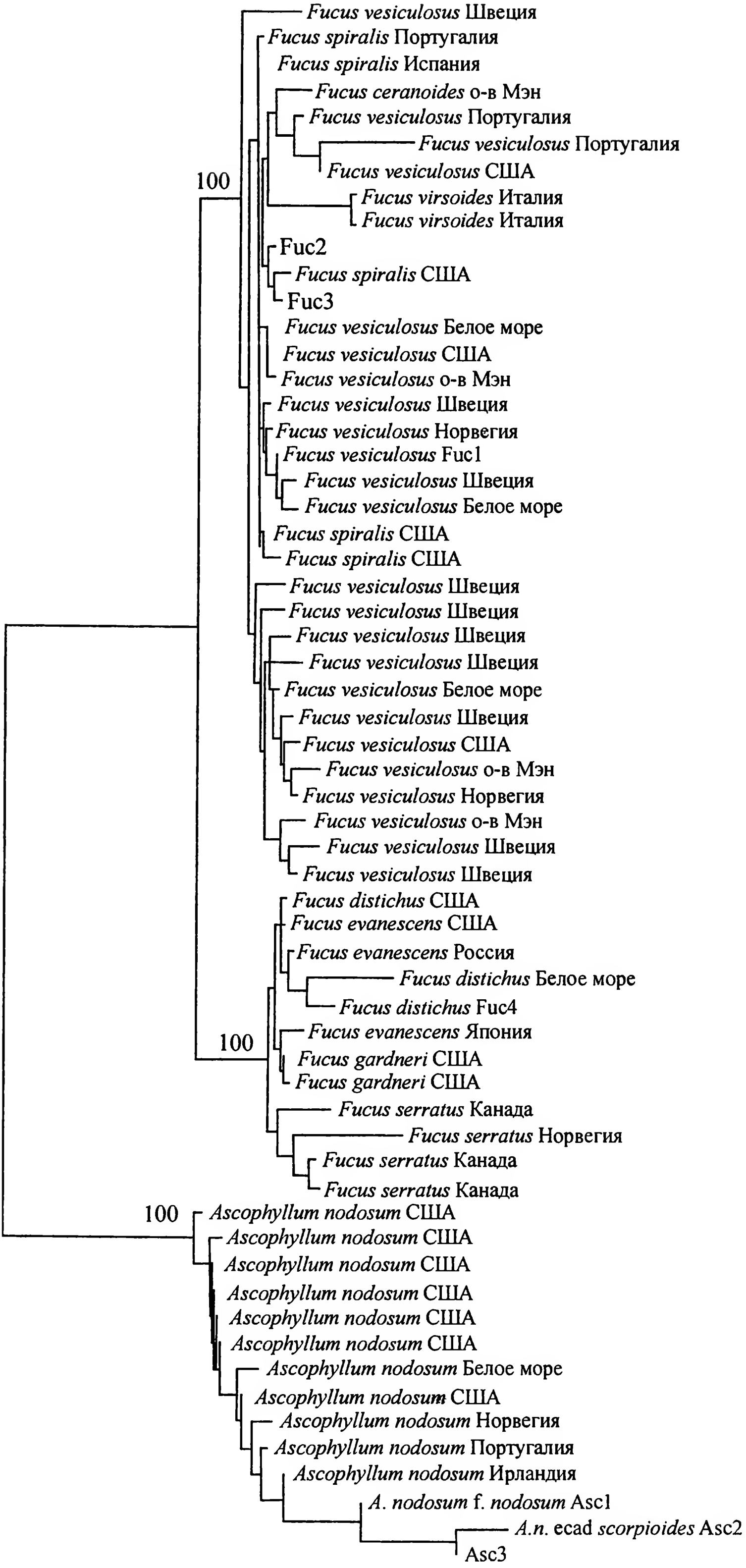
Был проанализирован участок ITS-1, с тех же праймеров, что и в работе E. A. Serrão с соавт. (1999a), изучивших все основные виды сем. *Fucaceae*, в том числе 8 видов рода *Fucus* и *A. nodosum*.

Экстракция ДНК. ДНК экстрагировали согласно СТАВ-протоколу (Doyle, Doyle, 1987; Coyer et al., 1994) и методом солевой экстракции (Aljanabi, Martinez, 1997). Полисахариды, соосаждаемые с ДНК, в значительной степени ингибируют дальнейшую ПЦР-амплификацию, однако нами отмечено, что СТАВ-протокол больше подходит для выделения ДНК из видов рода *Fucus*, тогда как солевой метод приводил к меньшему ПЦР-ингибированию у форм вида *A. nodosum*. Всего было проанализировано 30 экстрактов.

ПЦР-амплификация, секвенирование и филогенетический анализ. Праймеры F4 (CTCTTGCTTGATCGGAGGTC) и F5 (CGCACCTACCGATTGAATGT) (Serrão et al.,1999a) использовались для амплификации полного участка ITS1-5.8S-ITS2 (1000—1050 пар нуклеотидов). Амплификация проводилась в объеме 25 мкл и состояла из 1X PCR buffer (Fermentas, Россия), 2.5 mM $MgCl_2$, 0.2 mM dNTP, 0.4 mM каждого праймера, 1 мкл экстракта ДНК и 0.5U Taq polymerase (Fermentas, Россия). Разведение первоначального ДНК экстракта в 5—50 раз перед добавлением в ПЦР значительно увеличивало выход ПЦР-продукта благодаря снижению ингибирова-

Рис. 3. Дендрограмма генетического сходства фукоидов (указана Bootstrep — поддержка кластеров).

Fuc1 — *F. vesiculosus*, типичная форма, о-в Оленевский; Fuc2 — карликовый «мохообразный» *Fucus*, эстуарий р. Черная; Fuc3 — неприкрепленный *Fucus*, обитающий в зарослях зостеры, губа Грязная; Fuc4 — *F. distichus* f. *latifrons*, о-в Оленевский; Asc1 — *A. nodosum* f. *nodosum*, о-в Оленевский; Asc2 — *A. nodosum* ecad *scorpiodes*, эстуарий р. Черная; Asc3 — карликовый *A. nodosum*, эстуарий р. Черная.


100
100
100
Fucus vesiculosus Швеция
Fucus spiralis Португалия
Fucus spiralis Испания
Fucus ceranoides о-в Мэн
Fucus vesiculosus Португалия
Fucus vesiculosus Португалия
Fucus vesiculosus США
Fucus virsoides Италия
Fucus virsoides Италия
Fuc2
Fucus spiralis США
Fuc3
Fucus vesiculosus Белое море
Fucus vesiculosus США
Fucus vesiculosus о-в Мэн
Fucus vesiculosus Швеция
Fucus vesiculosus Норвегия
Fucus vesiculosus Fuc1
Fucus vesiculosus Швеция
Fucus vesiculosus Белое море
Fucus spiralis США
Fucus spiralis США
Fucus vesiculosus Швеция
Fucus vesiculosus Швеция
Fucus vesiculosus Швеция
Fucus vesiculosus Швеция
Fucus vesiculosus Белое море
Fucus vesiculosus Швеция
Fucus vesiculosus США
Fucus vesiculosus о-в Мэн
Fucus vesiculosus Норвегия
Fucus vesiculosus о-в Мэн
Fucus vesiculosus Швеция
Fucus vesiculosus Швеция
Fucus distichus США
Fucus evanescens США
Fucus evanescens Россия
Fucus distichus Белое море
Fucus distichus Fuc4
Fucus evanescens Япония
Fucus gardneri США
Fucus gardneri США
Fucus serratus Канада
Fucus serratus Норвегия
Fucus serratus Канада
Fucus serratus Канада
Ascophyllum nodosum США
Ascophyllum nodosum США
Ascophyllum nodosum США
Ascophyllum nodosum США
Ascophyllum nodosum США
Ascophyllum nodosum США
Ascophyllum nodosum Белое море
Ascophyllum nodosum США
Ascophyllum nodosum Норвегия
Ascophyllum nodosum Португалия
Ascophyllum nodosum Ирландия
A. nodosum f. nodosum Asc1
A.n. ecad scorpioides Asc2
Asc3

ния соосажденными полисахаридами. ПЦР проводили при следующих условиях: 95 °C — 10 мин; 35 циклов при 95 °C — 30 с; 48 °C — 2 мин; 72 °C — 2 мин; заключительный синтез при 72 °C — 10 мин. ПЦР-продукт разгоняли в 1.5%-м TAE-агарозном геле, продукт размером 1—1.1 кб вырезали из геля и выделяли посредством осаждения на магнитные частицы, покрытые SiO_2 (набор для выделения ДНК из агарозного геля, производитель Силекс, Москва). Ингибирование ПЦР реакции приводило к незначительному выходу ПЦР-продукта, поэтому очищенный фрагмент использовали в качестве матрицы для переамплификации. Секвенирование проводили с тех же праймеров, что и ПЦР, на автоматическом секвенаторе ABI 3100 с использованием набора для секвенирования BigDye v.1.1. Также для секвенирования фрагмента был синтезирован внутренний праймер F6 (CATTTCGCTGCGTTCTTCATCGTA). Процедуру стыковки фрагментов секвенирования и множественное выравнивание осуществляли в пакете программы DNAstar (Lasergene Inc.), филогенетический анализ проводили посредством программы PAUP 4b10 (Swofford, 1998). Сорок последовательностей участка ITS рода *Fucus* и 11 *A. nodosum*, депонированные в Генбанке Национального института здоровья (США) (Serrão et al., 1999a), были использованы в качестве референсных последовательностей. Была получена консенсусная дендрограмма с использованием метода быстрого пошагового присоединения (рис. 3). Bootstrap-поддержка топологии дендрограммы определялась после 1000 повторов.

Результаты

1. Карликовый *Ascophyllum nodosum.*

Талломы не более 4—5 см дл., до 0.1—0.2 см шир., сплюснуто-цилиндрические. Ветвление неправильное или перистое. Окраска таллома ярко-желтая, погруженная в субстрат часть — темная вплоть до черной, отгнивающая снизу. Органов прикрепления, размножения и воздушных пузырей нет. Образует дерновины в литоральной зоне опресняемых участков беломорского побережья в нижнем ярусе зарослей высшей литоральной растительности, чаще всего совместно с карликовым фукусом (рис. 4, *а*). Более всего растения напоминают проростки аскофиллума. Найден в средней литорали нижней части эстуария р. Черная, в верхней литорали на о-ве Оленевский на илистом грунте в сообществе *A. nodosum* ecad *scorpioidés* + карликовый «мохообразный» *F. vesiculosus*, а также на побережье пролива Великая Салма в окрестностях ББС МГУ (рис. 2). Осушается на 4—5 ч дважды в сутки.

В 2006 г. мы проследили непосредственное «превращение» талломов бентоплейстонной экады *scorpioides*, занесенных песком, в карликовую форму: «карлик» как бы прорастал сквозь спутанный таллом крупной экады. При извлечении этого «конгломерата» из заиленного песка становится видно, что вертикальные талломы «карлика» отрастают из горизонтальных плетей экады *corpioides*. В дальнейшем исходный таллом перегнивает, а карликовый аскофиллум продолжает размножаться вегетативно: по мере его погружения в грунт основная ось отгнивает, а боковые оси дают начало новым талломам.

Обнаруженная нами форма отчасти соответствует описанию *Ascophyllum nodosum* var. *minor* (Turner) Batters, 1902, но значительно мельче ее: та достигает размеров 10—20 см (цит. по: Baker, Bohling, 1916 : 350). D. Turner описал эту форму как характерную и для соленых маршей, где она погружена основанием таллома в субстрат, и для скального субстрата в зоне заплеска, где она растет прикрепленной.

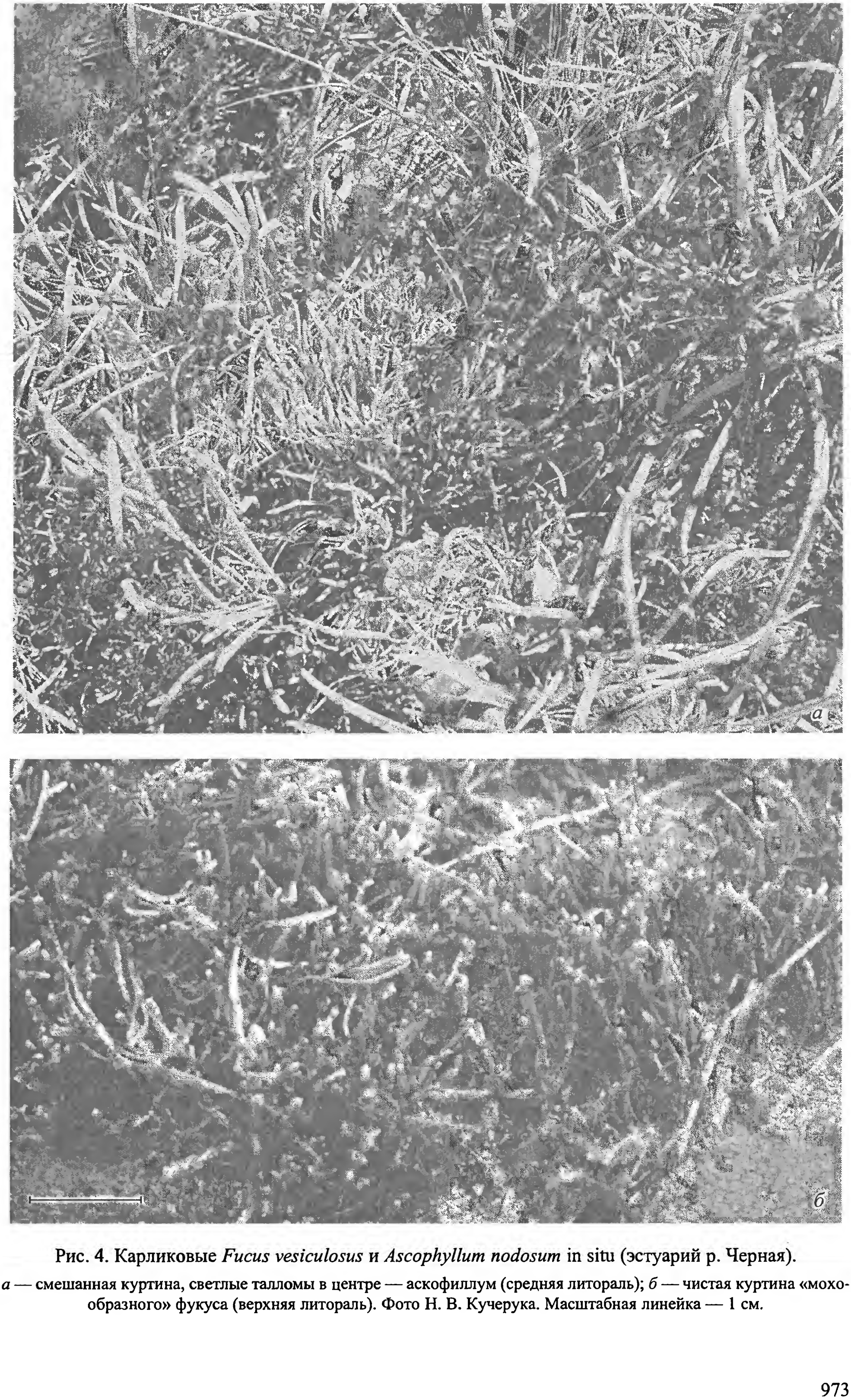


Рис. 4. Карликовые *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* in situ (эстуарий р. Черная).

а — смешанная куртина, светлые талломы в центре — аскофиллум (средняя литораль); *б* — чистая куртина «мохообразного» фукуса (верхняя литораль). Фото Н. В. Кучерука. Масштабная линейка — 1 см.

По нашему мнению, эти формы должны рассматриваться отдельно из-за слишком сильно различающихся экологических условий. При этом за скальной формой следует сохранить название *Ascophyllum nodosum* var. *minor*, а «карлику» из соленых маршей и эстуариев дать название *Ascophyllum nodosum* ecad *muscoides* (Batters) Maximova et Mugue по аналогии с известными представителями мегэкады *limicola*, сходными с ним по жизненной форме (*F. vesiculosus* ecad *muscoides* (Cotton) Baker et Bohling, 1916; *P. canaliculata* ecad *muscoides* Skrine, 1929).

Dwarf «muscoides-like» ecological form of *A. nodosum*: thalli 4—5 cm long, 0.1—0.2 cm wide, branched irregularly or pinnate, bright yellow, and brown up to black within substratum, without vesicles, basal disc and receptacles, embedded in soft bottom. Vegetative reproduction only. The last stage of morphological transformation of detached *Ascophyllum* thalli forming the transition row: *A. nodosum* f. *nodosum*—*A. nodosum* ecad *mackaii*—*A. nodosum* ecad *scorpioides*—*A. nodosum* ecad *muscoides*. Inhabits the White Sea salt marshes and estuaries, in association with vascular halophytes (*Aster tripolium* L., *Plantago maritima* L., *Salicornia europaea* L. and others). We name this ecad *muscoides*, distinguishing it from attached upper-littoral *A. nodosum* var. *minor*.

2. Карликовый «мохообразный» *Fucus* — *F. vesiculosus* ecad *muscoides* (Cotton) Baker et Bohling, 1916 (*Fucus vesiculosus* f. *muscoides* Cotton, 1912; *F. muscoides* (Cotton) J. Feldmann et Magne, 1964; *F. cottonii* Winne et Magne, 1991; а также *F. vesiculosus* f. *subecostans* Ag., 1817; *F. vesiculosus* ecad *caespitosus* Baker et Bohling, 1916).

Талломы от 2—3 до 10—11 см дл., от 0.03 до 0.2 см шир. Ветвление главным образом дихотомическое, бывает трихо- и тетратомическое. Часто образует пучки «побегов» на конце таллома. Органов размножения, прикрепления и воздушных пузырей нет. Криптостом нет, но изредка встречаются крупные, выпуклые цекостомы. Талломы погружены в грунт на 2—4 см, удерживаются на месте за счет плотного перепутывания с корнями высших растений. Над поверхностью грунта таллом светло-буро-оливковый, несет от 1 до 4—5 разветвлений. Часть, погруженная в грунт, темно-коричневая до черной, отгнивающая на базальном конце (который нередко погружен в сероводородный слой грунта).

За 10 лет наблюдений за популяцией в эстуарии р. Черная растения не стали ни крупнее, ни мельче, что свидетельствует о сбалансированности отмирания нижней части таллома и нарастания верхней. Образует куртины от нескольких сантиметров до нескольких метров в поперечнике на заиленном, илисто-песчаном или песчаном грунте. Проективное покрытие 20—50 %, плотность куртин 9—13 экз./см^2 (до 130 тыс. экз./м^2) (рис. 4, *б*).

В исследованном материале отчетливо выделяются две подформы. Первая имеет очень мелкие талломы (до 3.5 см дл., 0.3—0.5 мм шир.), цилиндрические или плоские, без срединной жилки, без признаков скрученности. Цекостомы крайне редки (рис. 5, *4*). Обитает среди высшей водной растительности в верхней литорали, осушается во время отлива на 4—6 ч. Она практически идентична *F. vesiculosus* ecad *muscoides* (Baker, Bohling, 1916 : 349, 353). Встречена в верхней литорали эстуария р. Черная и пляжа Песчаный среди зарослей высших растений, на побережье о-ва Оленевский.

Вторая подформа (рис. 5, *3*, а также рис. 1, *8* и 2, *3* из: Максимова, 2007) имеет более крупные уплощенные талломы (в среднем 5—8 см, до 11 см дл., до 2 мм шир.), иногда — с выраженной срединной жилкой и очень узким (до 1 мм) крылом. Талломы часто причудливо изогнуты, хотя типичного для маршевых форм спирального закручивания мы не наблюдали. Цекостомы расположены случайно, иногда груп-

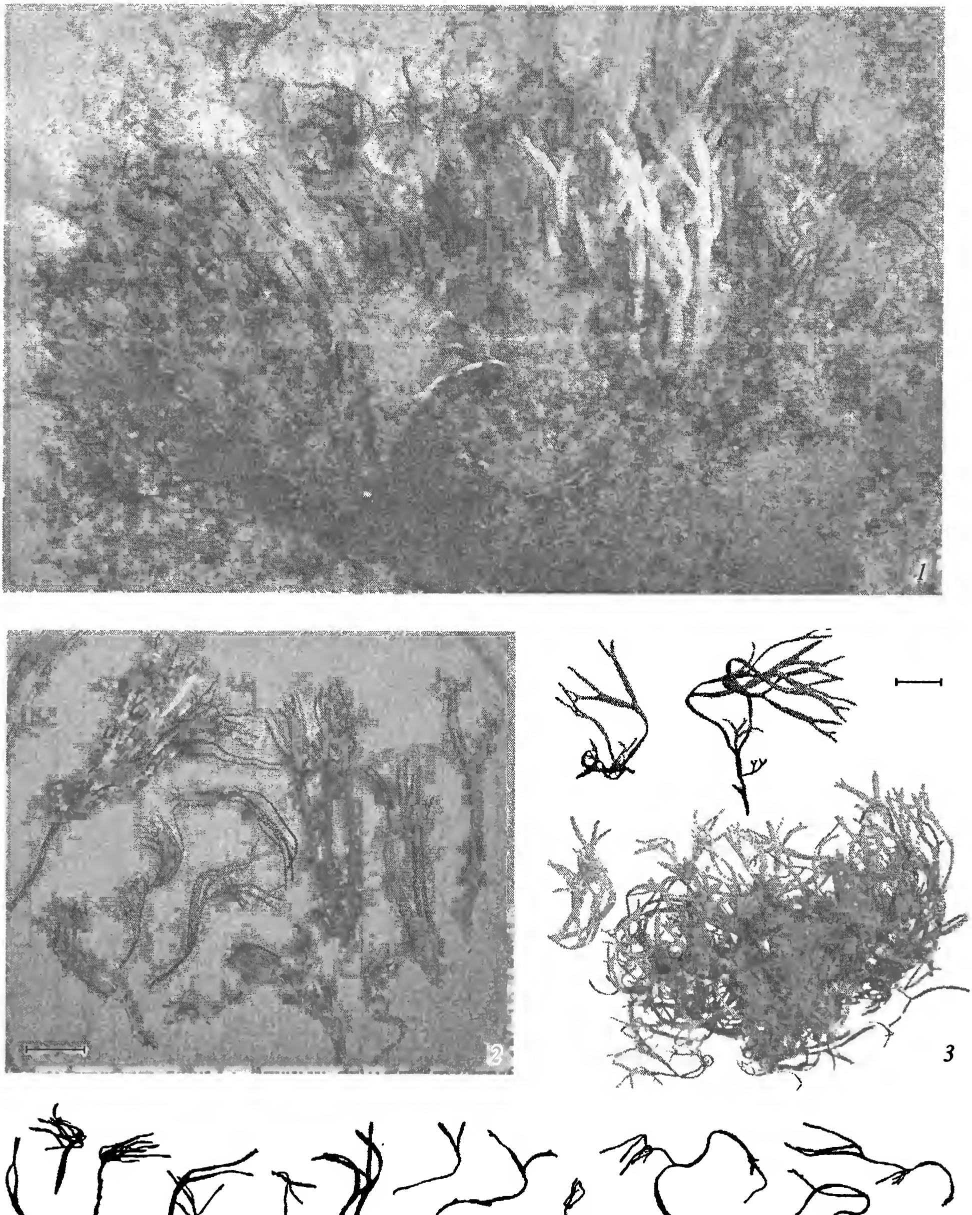


Рис. 5. Карликовые формы фукоидов.

1 — кусочек дерновины с карликовыми фукоидами: аскофиллум — со светлыми талломами в центре, по периферии — фукус; *2* — отдельные талломы, отмытые от грунта: слева — семь талломов фукуса, справа — три талломa аскофиллума; *3* — крупная форма «мохообразного» фукуса (губа Лапшагинская, илистый грунт); *4* — мелкая форма «мохообразного» фукуса (эстуарий р. Черная). Фото Н. В. Кучерука. Масштабные линейки, см: *1—3* — 1; *4* — 3.

пами. Обитает в средней и нижней литорали, как среди высших растений, так и в чистых куртинах на заиленном грунте. Осушается на 3 ч дважды в сутки. Сходна с *F. vesiculosus* f. *subecostatus* β (Арциховский, 1905 : 43—46) и еще больше — с *F. vesiculosus* ecad *caespitosus*, в которую была переведена f. *subecostatus* (Baker, Bohling, 1916 : 331, 349, 353). Встречена в эстуарии р. Черная, в губе Лапшагинская, на о-ве Оленевский, на материковом берегу Кривого порога, на побережье Великой Салмы в районе ББС МГУ (рис. 2).

Эти подформы часто образуют смешанные куртины, кроме того, встречается масса переходных морфотипов, поэтому разграничение и на две экады требует дополнительных исследований. Генетическая принадлежность беломорского карликового «мохообразного» фукуса к кластеру *F. vesiculosus* нами доказана, и мы относим его к *Fucus vesiculosus* ecad *muscoides*.

Dwarf «muscoides-like» *Fucus* new for the White Sea: typical representative of megecad *limicola*, known as *F. vesiculosus* ecad *muscoides* or *F. cottonii*. Cryptostomata are absent, rare cecostomata large and prominent. Population density up to 130 000 thalli per m^2. Genetically identical with *F. vesiculosus*.

3. Бентоплейстонный *Fucus* из зарослей *Zostera marina*.

Талломы неприкрепленные, от 5 до 33 см дл., 0.1—0.3 см шир., уплощенные, неправильно или дихотомически разветвленные, практически без разделения на срединную жилку и крыло (хотя средняя часть таллома толще краевых), светло-оливкового цвета. Обычно имеется большое количество пролифераций. Талломы часто слабо спирально закрученные. Органов прикрепления, воздушных пузырей и криптостом нет. Очень редко встречаются немногочисленные цекостомы. Растения двудомные, рецептакулы верхушечные, овальные или раздвоенные, иногда туповершинные, отграниченные от ветвей, до 1.3 см дл., 0.6 см шир. и 0.5 см толщ. (в среднем 0.9 × 0.45 × 0.4 см) (рис. 6, *1*—*3*). Плодоносящие растения встречаются с мая по октябрь. Максимальное отмеченное число рецептакулов на одном талломе 26, обычно их от 2—3 до 5—6.

Плотность популяции от 1—2 до 250 экз./м^2. Точное определение численности затруднительно, поскольку талломы очень легко фрагментируются при разборке материала. Сырая масса одного таллома от 0.1 до 7 г. Биомасса (сырая) — до 0.2 кг/м^2 в литорали и порядка 0.6—0.7 кг/м^2 в сублиторали.

Обитает в нижней литорали и верхней сублиторали среди зарослей *Zostera marina*, встречается и в зоне разреженных зарослей *F. vesiculosus* и *F. distichus* f. *edentatus*. Осушается только во время сизигийных отливов на 1—2 ч. Часто прикрепляется к субстрату (песок, заиленный песок) биссусом мидий и матами зеленых нитчатых водорослей. В сублиторали закрепляется, перепутываясь с корневищами и побегами зостеры. Бывает частично погружен в ил, тогда нижняя часть таллома попадает в сероводородную зону, чернеет и отмирает, в результате чего таллом фрагментируется, образуя дочерние талломы. В литорали представлен отдельными растениями или спутанными «кустами», в сублиторали образует довольно плотные куртины в нижнем ярусе зарослей зостеры площадью до 1—2 м^2, с проективным покрытием до 70—80 %. Не встречается глубже 2 м.

С 1996 по 2004 г. в литоральной зоне губы Грязная было обнаружено несколько десятков талломов этой формы, в том числе более 20 плодоносящих растений, причем все они несли только мужские рецептакулы с развитыми антеридиями (Максимова, Мюге, 2006). В 2005 г. мы не смогли найти ни одного таллома, отметив при этом бурное развитие нитчатых водорослей. В августе—сентябре 2006 г. на литорали губы Гря́зная были найдены всего 2 небольших стерильных таллома. Водо-

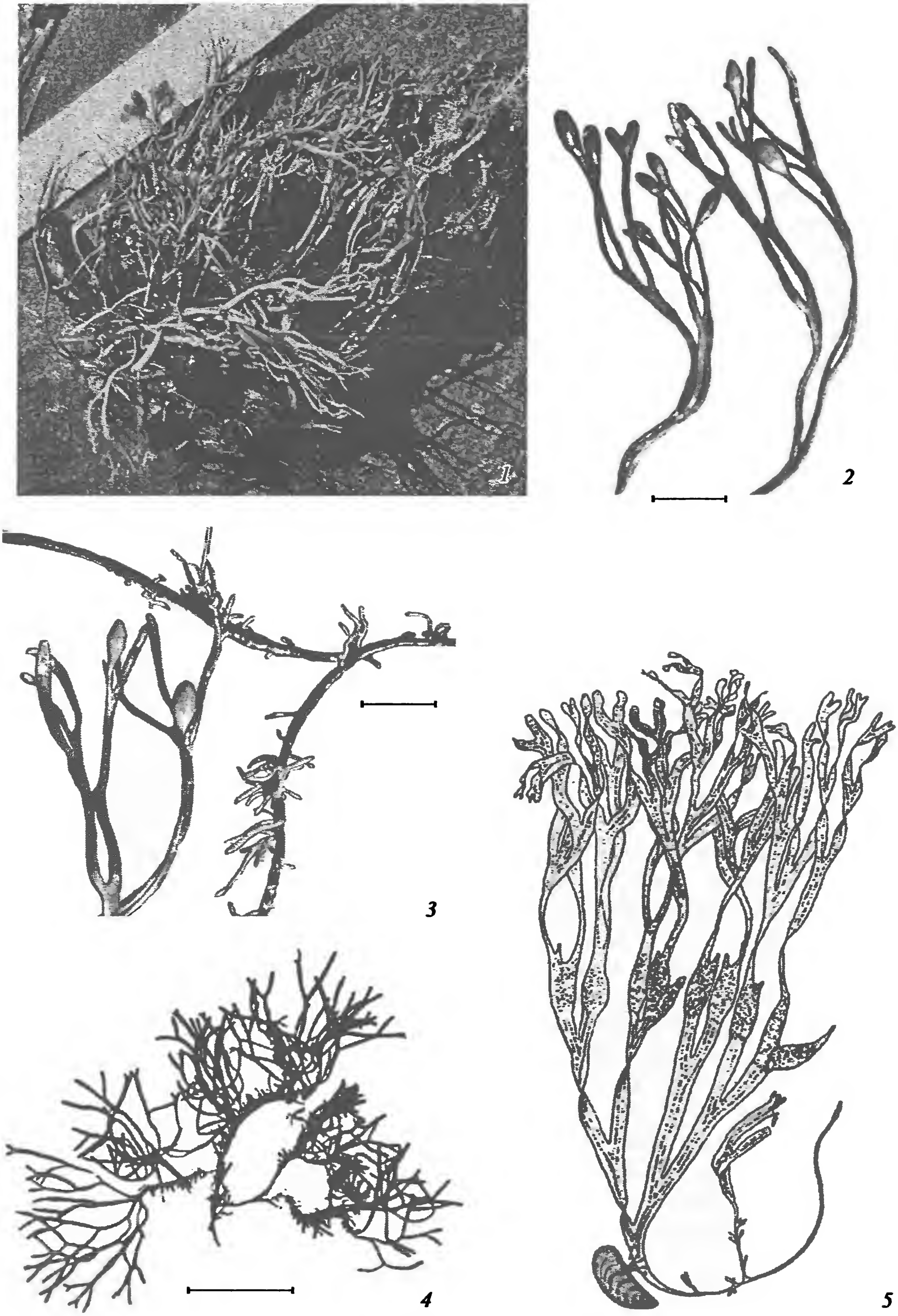


Рис. 6. Неприкрепленные фукусы.

1—3 — бентоплейстонная экологическая форма *F. vesiculosus*, новая для науки: *1* — in situ (литораль губы Грязная), *2* — фрагмент с рецептакулами, *3* — фрагмент с рецептакулами и пролиферациями (фото Н. В. Кучерука); *4* — *Fucus lutarius* Kützing (из: Sauvageau, 1908); *5* — *Fucus mytili* Nienburg (из: Nienburg, 1932). Масштабные линейки, см: *1—3* — 1; *4* — 5.

лазное обследование сублиторальной зоны показало исключительно мощное развитие зеленых и бурых нитчатых водорослей, плотно покрывавших дно и растения так, что листья взморника и талломы фукоидов были практически не видны. В некоторых местах под этим покровом развивалось сероводородное заражение, вызвавшее гибель взморника. По всей видимости, исчезновение популяции бентоплейстонного фукуса в губе Грязна́я связано именно с этим явлением.

Одновременно в опресняемых маленьких бухтах на о-ве Оленевский были обнаружены обильные заросли этого фукоида. Было найдено 13 фертильных талломов, из которых 8 оказались мужскими, а 5 — женскими. Женские рецептакулы содержали зрелые оогонии, в каждом из которых было по 8 яйцеклеток, ничем не отличавшихся от яйцеклеток обычного *F. vesiculosus*.

Более всего эта форма напоминает характерный для французских соленых маршей *Fucus lutarius* Kützing (рис. 6, *4*). Местообитание также совпадает: «lower levels of muddy salt marshes» (Baker, Bohling, 1916 : 352). Однако имеются существенные отличия: 1) *F. lutarius* погружен в субстрат (embedded in mud), а беломорская форма чаще всего просто лежит на поверхности грунта; 2) рецептакулы *F. lutarius* практически не отграничены от ветвей и достигают длины 3 см; 3) *F. lutarius* имеет многочисленные, хорошо развитые краевые криптостомы.

Baker и Bohling (1916) относили *F. lutarius* к экаде *volubilis* мегэкады *limicola F. vesiculosus* и наблюдали ряд переходных форм от экады *caespitosus* до самой крупной экады *volubilis*, представляющей собой ту же жизненную форму, что и наш фукус. C. den Hartog (1959) считал *F. lutarius* экологической формой («habitat from», p. 181) *F. vesiculosus*, возникающей из-за развития многочисленных пролифераций у талломов, оторванных от субстрата и вынесенных приливными течениями на соленые марши. Он неоднократно находил «гибридные» морфотипы между *F. vesiculosus* и *F. lutarius*, из которых составил полный переходный ряд.

Обнаруженный нами фукоид по своей жизненной форме практически идентичен *Fucus mytili* Nienburg (1932) (рис. 6, *5*), который впоследствии перевели в ранг формы *mytili* все того же *F. vesiculosus* сначала C. den Hartog (1959), а затем P. H. Nienchuis (1970, цит. по: Hoek et al., 1979). C. van den Hoek с соавт. (1979) даже не считают эту жизненную форму собственно таксономической формой, а лишь модификацией *Fucus vesiculosus*. *F. mytili* точно так же, как и наш фукоид, встречается в примаршевых зарослях зостеры, прикрепляется к субстрату биссусом мидий, но имеет принципиальное отличие: его рецептакулы имеют на верхушках длинные разветвленные вегетативные выросты, т. е. расположены фактически посередине таллома (совершенно необычное расположение для рода *Fucus*), к тому же W. Nienburg обнаружил только женские растения.

Таким образом, ни один из ранее описанных фукоидов, несмотря на сходство местообитаний и жизненных форм, не походит на обнаруженный нами. Поэтому мы считаем его новой экологической формой *F. vesiculosus*. Поскольку он обитает в зарослях взморника, причем именно тех, которые много лет изучал выдающийся исследователь *Zostera marina* В. Н. Вехов (1920—1990), наш учитель, мы называем эту форму в его память — *Fucus vesiculosus* ecad *vehovianus* Maximova et Mugue ecad nov.

Benthopleustonic ecological form of *Fucus vesiculosus*: thalli 5—33 cm long, 0.1—0.3 cm wide, light brown, branching dichotomously or irregularly, with numerous prolifications, without vesicles and basal disk, sometimes with signs of spirality. Cryptostomata are absent, cecostomata are rare, large and prominent. Fertile thalli are very rare, unisexual, receptacles marginal, ovoid, with normally developed antheridia and oogonia. Reproduces vegetatively by thalli fragmentation. Inhabits low littoral and upper sublittoral zones, being associated with *Zostera marina*. Thalli are loose-lying, sometimes anchored by mussels' byssus and green filamentous algae, and sometimes embedded in soft bottom. Population density — from 1—2 up to 250 thalli/m^2. Genetically identical with *Fucus vesiculosus*. Ecad is new for science.

Результаты анализа ДНК

Полученные последовательности депонированы в Генбанке Национального Института здоровья (США). На филогенетической реконструкции, построенной на основании полученных последовательностей, а также с учетом последовательностей, полученных из Генбанка, представлены два статистически достоверных кластера в роде *Fucus* (рис. 3). Один кластер включает беломорские *Fucus vesiculosus*, карликовый *Fucus* и неприкрепленный *Fucus* из зарослей зостеры, а также *F. spiralis* L., *F. ceranoides* L., *F. lutarius* и *F. virsoides* J. Ag., последовательности которых опубликованы ранее (Serrão et al., 1999a). Второй кластер включает *F. distichus* из Белого моря, а также виды *F. gardneri* P. C. Silva, *F. evanescens* C. Ag. и *F. serratus*. Все изученные формы *A. nodosum* имеют очень низкий уровень полиморфизма и образуют на дендрограмме единый кластер.

Таким образом, оба новых беломорских фукуса генетически крайне близки *Fucus vesiculosus*. Изначально очевидная для нас видовая принадлежность карликового аскофиллума подтверждена генетически.

При секвенировании ITS регионов отмечено отсутствие заметной гетерозиготности в исследованных формах. Поэтому с высокой степенью вероятности можно сказать, что нетипичные морфологические вариации *F. vesiculosus* и *A. nodosum* не являются межвидовыми или межродовыми гибридами первого поколения.

Низкая степень генетической дивергенции среди рода *Fucus* позволяет предположить, что его виды образовались сравнительно недавно (Leclerc et al., 1998). На короткий срок, прошедший с момента видообразования, и высокий темп радиации указывает также высокий уровень внутрииндивидуальной генетической изменчивости (Serrão et al., 1999a). Учитывая высокую степень дивергенции в группе видов *Fucus*, невозможно определить видовую самостоятельность форм: они могут быть как самостоятельными видами, генетически не различающимися с *F. vesiculosus*, так и экологической формой *F. vesiculosus*, поскольку других видов из кластера *vesiculosus* в Белом море нет.

Сходные данные получены с применением метода масс-спектрометрии (PyMS): *F. spiralis* и его карликовая форма *F. spiralis* f. *nanus* оказались неразличимы, следовательно, наблюдающиеся различия в морфологии носят модификационный характер. При этом морфометрия по шести параметрам показала достоверные различия между основным видом и его формой, причем уменьшение размеров и увеличение числа дополнительных «побегов» (что придает форме более кустистый вид) наблюдалось на верхних уровнях литорали. Авторы считают, что эти морфологические особенности имеют адаптивный характер, позволяя талломам переживать длительный период осушения во время отлива (Hardy et al., 1998; Scott et al., 2001).

Обсуждение результатов

В 1964 г. J. Feldmann и F. Magne выделили карликовый маршевый фукус (Франция) в отдельный вид *Fucus muscoides*, ранее названный Cotton (1912) разновидностью фукуса пузырчатого (*Fucus vesiculosus* var. *muscoides*) (Wynne, Magne,

1991) (см. рис. 4 из: Максимова, 2007), а Baker и Bohling (1916) — одноименной экадой того же вида. Позже M. J. Wynne и Magne (1991) переименовали *F. muscoides* в *F. cottonii*, поскольку прежнее название оказалось незаконным.

Однако испанские исследователи (Niell et al., 1980; Fuentes, Niell, 1985), базируясь на морфометрических данных и результатах натурных экспериментов, продолжали утверждать, что «карлики» — это лишь экологическая форма обычных прикрепленных видов и их следует считать экадами. Генетические исследования последних лет (Hardy et al., 1998; Serrão et al., 1999a; Mathieson, Dawes, 2001; Scott et al., 2001; Wallace, Klein, Mathieson, 2004, 2005) привели их авторов к довольно противоречивым выводам, в том числе весьма экзотическим, например: «мохообразные» фукусы являются гибридами *F. vesiculosus* и *F. spiralis*, а бентоплейстонные формы — гибридами «мохообразных» форм с одним из родителей — *F. vesiculosus* (Wallace, Klein, Mathieson, 2004).

Все авторы подчеркивают, что генетическая вариабельность фукоидов, в том числе внутривидовая, огромна. Существенные генетические различия наблюдаются не только между отдельными географически изолированными популяциями, но и между растениями внутри одной популяции. Но при этом четко выделяются два основных кластера, в один из которых входит *F. vesiculosus*, а в другой — *F. distichus*. Достоверно различить виды, а тем более формы внутри этих кластеров затруднительно, но принадлежность к одному или другому определяется точно. Именно этого мы и добились в нашей работе.

Таким образом, полученные нами результаты подтверждают точку зрения C. Agardh (1817) (цит. по: Арциховский, 1905), Baker и Bohling (1916), den Hartog (1959), van den Hoek с соавт. (1979), Neil с соавт. (1980, 1985) и ряда других исследователей, полагавших, что карликовые «мохообразные» и бентоплейстонные фукоиды не являются самостоятельными видами, а представляют собой экологические формы (экады) обычных для региона прикрепленных видов, в нашем случае — *A. nodosum* и *F. vesiculosus*. Мы не можем согласиться с приданием ранга самостоятельных видов «мохообразным» фукоидам. Большие сомнения вызывает у нас и гибридное происхождение этих форм.

Во-первых, карликовость — одно из обычных свойств эстуарной биоты: слишком велики затраты энергии на осморегуляцию из-за постоянных смен пресной и морской воды (Oertzen, 1988). Местообитание карликовых фукоидов — «экотон в квадрате»: на маргинальные свойства эстуария накладываются маргинальные свойства верхней литорали; мало того, фукоиды обитают здесь на несвойственном виду субстрате. Такое сочетание неблагоприятных факторов — вполне достаточная причина для уменьшения размеров таллома.

Во-вторых, сходство жизненных форм «мохообразных» фукуса и аскофиллума совершенно очевидно (рис. 4). Но аскофиллуму не с кем гибридизироваться: это монотипный род. Следовательно, для образования такой формы гибридизация не нужна или, во всяком случае, не обязательна. И как полученные нами генетические данные, так и натурные наблюдения это подтверждают.

Нельзя не отметить и некий логический «перескок», который допустили авторы «гибридной гипотезы» (Wallace, Klein, Mathieson, 2004). Если «мохообразные» фукусы — это результат гибридизации *F. vesiculosus* и *F. spiralis*, то каким образом *F. vesiculosus* ecad *volubilis* может быть их гибридом с одним из родителей? Гибридизация кого бы то ни было с вегетативно размножающейся особью попросту невозможна. Кроме того, в исследованном нами районе нет *F. spiralis*, поэтому беломорский «мохообразный» фукус никак не может быть гибридом *F. vesiculosus* с этим видом.

В-третьих, нам кажется весьма спорным сам способ выделения самостоятельного вида по аутэкологическим характеристикам, по различиям ниш типичной и карликовой форм («niche differences», Wynne, Magne, 1991 : 57), особенно когда речь идет о такой исключительно пластичной группе водорослей, как фукоиды. Мы считаем, что морфологическое и физиологическое сходство дериватов заведомо разных видов и даже родов (мохообразные фукус, аскофиллум и пельвеция; бентоплейстонные фукусы и пельвеция мегэкады *limicola*), обитающих в идентичных условиях, свидетельствует как раз о модификационном характере наблюдаемой изменчивости и о том, что это не виды, но сходные по жизненной форме экады. Впервые сходную точку зрения высказала S. Baker (1912).

Наконец, об этом же говорит и такая черта карликовых форм, как редукция полового процесса в сочетании с интенсификацией вегетативного размножения. Отсутствие одного из главных признаков рода (в данном случае полового размножения), по нашему мнению, не может считаться достаточным основанием для выделения самостоятельного вида данного рода. Как известно, утрата полового размножения — характерное свойство форм многих видов, потерявших связь с субстратом (Морозова-Водяницкая, 1940; Киреева, 1964; Parr, 1939; den Hartog, 1959; Taylor, 1960 и др.), что считается одним из ярких примеров фенотипической адаптации у водорослей (Гапочка, 1981).

В 1980—1990-х годах, работая с черноморской агароносной багрянкой *Phyllophora nervosa* (D. C.) Grev., мы проследили этот процесс в лабораторных условиях: отделенная от субстрата скальная форма филлофоры при помещении ее в среду с повышенной соленостью начала активно пролиферировать (мы назвали это явление «взрывным ростом») и всего лишь за 8 мес. пребывания в аквариуме совершенно изменила свой облик. Содержавшаяся в тех же условиях пластообразующая (бентоплейстонная) форма — та, из которой состоит Филлофорное поле Зернова, — претерпела точно такие же изменения, и они стали практически неразличимы. При этом талломы скальной формы начали самопроизвольно фрагментироваться. Изначальный прибрежный материал имел развитые цистокарпы, но они довольно быстро исчезли и в течение двухлетнего эксперимента больше не возникали (Лучина и др., 1993). А. А. Калугина-Гутник (1975) отмечала, что органы полового и бесполого размножения обнаруживаются на прикрепленных растениях филлофоры регулярно, на бентоплейстонных — гораздо реже, причем только на тех, которые еще сохраняют черешок и остатки подошвы, «и полностью отсутствуют на экземплярах, длительное время находившихся в неприкрепленном состоянии» (с. 129). Генетическое единство скальной и пластообразующей форм филлофоры было показано В. Сивцовым (1970), который исследовал филлофору из прибрежных биотопов, с Филлофорного поля, с малых полей Каркинитского залива и определил различные морфотипы этой багрянки как экологические формы (т. е. именно экады).

Утрату полового процесса объясняют разными причинами, в том числе и высокой плотностью зарослей. Так, красная водоросль *Asparagopsis armata* Harv. плодоносит лишь при плотности менее 500 талломов на м^2 (Flores-Moya et al., 1996). Куртинки «мохообразного» фукуса очень плотные, численность талломов достигает более 100 тыс. экз./м^2; и это, возможно, одна из причин их стерильности.

Подобные примеры можно множить, но сказанного достаточно, чтобы не считать поводом для выделения самостоятельных видов общеизвестную исключительную модификационную изменчивость фукоидов, особенно *F. vesiculosus*. Его толерантность к широкому спектру условий среды, включая температуру, соленость и гидродинамику, а также способность долго жить в неприкрепленном состоянии описаны многократно (Jordan, Vadas, 1972; Luther, 1981; Russel, 1987; Baeck, 1993; Kalvas, Kautsky, 1993; Serrão et al., 1999b, и др.).

Таким образом, по нашему мнению, выделение «мохообразного» фукуса в самостоятельный вид *F. cottonii* по комплексу морфологических и аутэкологических признаков (Wynne, Magne, 1991) обосновано недостаточно убедительно.

Что касается генетических исследований, якобы подтверждающих видовую самостоятельность этих форм, то они, как было сказано выше, показывают лишь принадлежность «мохообразных» фукоидов к определенному кластеру. Причем и *F. spiralis*, и *F. vesiculosus*, с которыми чаще всего связывают «мохообразные» формы, относятся к одному кластеру. (На рис. 3 видно, что оба новых для Белого моря фукуса оказались генетически ближе всего к *F. spiralis* из США). Видимо, у этих близкородственных видов, сходных и по географическому распространению, и по вертикальному распределению, имеются некие свойства, обеспечивающие их выживание в достаточно широком диапазоне условий среды.

Возвращаясь к гипотезе о гибридном происхождении «мохообразных» фукоидов, отметим, что остается неясным, почему гибридные формы имеют такую узкую пространственную локализацию. Даже если гибриды действительно имеют преимущества в освоении краевых областей видовой ниши, то должны же существовать хотя бы отдельные гибридные растения, обитающие в «нормальных» условиях. Но авторы (Wallace, Klein, Mathieson, 2004) не приводят таких примеров и вообще обходят этот вопрос молчанием.

Однако если рассматривать маргинальные участки биотопов как своеобразную «стерильную область выселения» (Ekman, 1953, цит. по: Беклемишев, 1969), то все становится на свои места. В краевых частях ареалов очень часто наблюдается или полное отсутствие размножения, или его трансформация, как это происходит, например, у мадрепоровых кораллов (Vernon, 1995) и многих других донных беспозвоночных с пелагическими личинками. «Стерильные области» часто называют псевдопопуляциями, и это явление очень широко распространено в Мировом океане, причем как географически, так и батиметрически (Милейковский, 1977). Всем известная «водяная чума» *Elodea canadensis* Michaux, завезенная в Европу в 1836 г. и представленная здесь только женскими растениям (Цвелёв, 1982), более чем успешно размножилась вегетативным путем, но ее не выделяют в отдельный вид: Европа для этого вида — лишь «стерильная область выселения». В последнее время этот биогеографический термин стали применять в отношении более узких пространственных категорий, вплоть до гельминтологии, где так называют тупикового хозяина, в котором паразит может жить, но не размножаться (Нигматуллин, 2004). В нашем случае мы тоже можем говорить о маргинальной псевдопопуляции *F. vesiculosus*, изменившего, прежде всего, способ размножения.

Итак, локальные популяции «мохообразных» фукоидов берут свое начало от фрагментов талломов «нормальных» видов. Попадая в условия, нехарактерные для «родителей», они трансформируются морфологически и физиологически, так же как обрывки скального аскофиллума, превращаются в экаду *scorpioides* (Chock, Mathieson, 1976). Обретая способность к вегетативному размножению, они образуют клоны, которые, естественно, отличаются генетически от растений скальной популяции, поскольку внутрипопуляционная генетическая вариабельность фукоидов велика. Особенно сильно она выражена у *F. vesiculosus*, генетическая связь которого с беломорским «мохообразным» фукусом доказана нами.

Что касается фактически сублиторальной *F. vesiculosus* ecad *vehovianus*, то она может происходить как непосредственно от *F. vesiculosus*, так и от *F. vesiculosus* ecad *muscoides*, изъятой из грунта, например, сильным штормом или торошением льдов. В наших сборах имеются растения, морфологически промежуточные между «мохообразным» фукусом и ecad *vehovianus*. В эстуарии р. Черная рядом с куртиной крупной подформы «мохообразного» фукуса в нижней литорали было обнаружено несколько талломов фукоида, прикрепленных к небольшому камню биссусом мидий. Они были длиннее талломов карликового фукуса, но короче большинства талломов ecad *vehovianus*. Аналогичные находки были и на о-ве Оленевский.

Переход в плавучее и полуприкрепленное состояние, постоянное увлажнение могут способствовать удлинению таллома, сокращению относительных размеров разрушающейся базальной части, увеличению числа разветвлений. Видимо, вторичное прикрепление к грунту («заякоривание» биссусом мидий и матами нитчатых водорослей, частичное погружение в субстрат) способствует образованию органов размножения на некоторых талломах.

Благодарности

Мы искренне благодарны всем нашим друзья и коллегам, без помощи и поддержки которых наша работа не состоялась бы. Это К. Л. Виноградова, Т. А. Михайлова (БИН РАН), М. Ф. Флинт, Н. В. Кучерук, П. В. Рыбников, А. Ф. Сажин, А. Б. Басин, У. В. Симакова (ИО РАН), О. П. Коновалова (биофак МГУ). Мы благодарны Prof. Cornelius den Hartog, Prof. Michael J. Wynne и Dr. Clinton Dawes за присланные публикации. Сердечно благодарим В. О. Мокиевского, познакомившего соавторов. Мы глубоко признательны А. И. Азовскому (биофак МГУ) за предоставленную возможность заниматься наукой в его личном доме, а также за то, что это именно он впервые обратил наше внимание на «странный бурый мох».

Работа выполнена при финансовой поддержке президиума РАН и грантов Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 03-05-64464, 04-05-64664).

Сокращения: ПЦР — полимеразная цепная реакция, CTAB — неионный детергент (принятое международное сокращение), ITS-1 — нетранскрибируемый участок рибосомального гена (принятое международное сокращение), mM — миллимоль, TAE — трис-ацетат-ЕДТА (реактив, принятое международное сокращение), dNTP — дезокси-нуклеотид-три-фосфат (принятое международное сокращение).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арциховский В. М. О карликовых формах *Fucus vesiculosus* L. в связи с вопросом о дегенерации. СПб., 1905. 180 с. + 4 табл.

Беклемишев К. В. Экология и биогеография пелагиали. М., 1969. 291 с.

Бурковский И. В. Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ (на примере беломорской песчаной литорали). М., 1992. 208 с.

Возжинская В. Б. Беломорские фукоиды, их распределение, биология развития, продукция // Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М., 1971. С. 172—182.

Возжинская В. Б. Донные макрофиты Белого моря. М., 1986. 191 с.

Возжинская В. Б., Лучина Н. П. Краткий анализ и некоторые особенности донной флоры Белого моря // Изв. РАН. Сер. Биологическая. 1995. № 4. С. 475—480.

Гапочка Л. Д. Об адаптации водорослей. М., 1981. 80 с.

Зинова А. Д. Определитель бурых водорослей северных морей СССР. М.; Л., 1953. 225 с.

Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. Киев, 1975. 247 с.

Киреева М. С. Скопления неприкрепленных красных водорослей в морях Советского Союза // Запасы морских растений и их использование. М., 1964. С. 3—25.

Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л., 1960. 322 с.

Лучина Н. П., Максимова О. В., Рыбников П. В., Кучерук Н. В. Влияние солености и температуры воды на морфологию и интенсивность роста черноморской филлофоры в условиях отделенности от субстрата // Биология черноморских агарофитов: *Phyllophora nervosa* (D. C.) Grev. М., 1993. С. 76—96.

Мазей Ю. А. Организация сообщества микробентоса в зоне смешения речных и морских вод. Автореф. канд. диссертации. М., 2002. 24 с.

Максимова О. В. К экологии *Fucus vesiculosus* L. в условиях сильного опреснения // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М., 1980. С. 79—80.

Максимова О. В. История изучения карликовых и бентоплейстонных фукусов (*Fucales*, *Phaeophyceae*) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 6. С. 858—877.

Максимова О. В., Мюге Н. С. Фукоиды (*Fucales*, *Phaeophyceae*), новые для Белого моря // Проблемы биологической океанографии XXI века: тезисы докладов международной научной конференции, посвященной 135-летию ИнБЮМ. Севастополь, 2006. С. 70.

Милейковский С. А. Структура ареалов донных животных и роль пелагических личинок в формировании ареала // Океанология. Биология океана. Т. 1. Биологическая структура океана. М., 1977. С. 262—269.

Морозова-Водяницкая Н. В. Эпифитизм и вегетативное размножение цистозиры (*Cystosira barbata*) в Черном море // Тр. Новоросс. биол. станции. 1940. Т. 2. Вып. 3. С. 209—218.

Нигматуллин Ч. М. К теории жизненных циклов паразитов. Терминология и классификация хозяев по их роли в жизненных циклах гельминтов // Матер. I и II Междунар. чтений, посвященных памяти и 85-летию со дня рождения С. С. Шульмана. Современные проблемы паразитологии, зоологии и экологии. Калининград, 2004. С. 96—119.

Петров Ю. Е. Fucus distichus L. emend. Powell и *F. evanescens* C. Ag. // Новости систематики низших растений. М.; Л., 1965. С. 64—70.

Петров Ю. Е. Ламинариевые и фукусовые водоросли в морях СССР // Растительные ресурсы. 1973. Т. 9. С. 123—127.

Сивцов В. В. Биохимические критерии в систематике красных водорослей Черного моря: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Одесса, 1970. 26 с.

Удалов А. А., Мокиевский В. О., Чертопруд Е. С. Влияние градиента солености на распределение мейобентоса в эстуарии реки Черная (Белое море) // Океанология. 2005. Т. 45. № 5. С. 719—727.

Цвелёв Н. Н. Порядок частуховые (*Alismatales*) // Жизнь растений. Т. 6. Цветковые, или покрытосеменные растения. М., 1982. С. 9—24.

Aljanabi S. M., Martinez I. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques // Nucleic Acids Research. 1997. Vol. 25. P. 4692—4693.

Baeck S. Morphological variations of northern Baltic *Fucus vesiculosus* along the exposure gradient // Ann. Bot. Fennici. 1993. Vol. 30. N 4. P. 275—283.

Baker S. M. On the Brown Seaweeds of the Salt Marsh // Journ. Linn. Soc. Bot. 1912. Vol. 40. P. 275—291.

Baker S. M., Bohling M. H. On the Brown Seaweeds of the Salt Marsh. Part II // Journ. Linn. Soc. Bot. 1916. Vol. 43. P. 325—380 + 3 Plates.

Chock J. S., Mathieson A. C. Ecological studies of the salt marsh ecad *scorpioides* (Hornemann) Hauck of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis // J. exp. mar. Biol. Ecol. 1976. Vol. 23. P. 171—190.

Cotton A. D. Marine Algae // A Biological Survay of Clare Island in the County of Mayo, Ireland and the Adjoining District. Section 1, Part 15. 1912. Dublin, Ireland: Hodges, Figgis and Co Ltd. 178 p. + 11 Plates.

Coyer J. A., Robertson D. L., Alberte R. S. Genetic variability within a population and between diploid/haploid tissue of *Macrocystis pyrifera* (*Phaeophyceae*) // J. Phycol. 1994. Vol. 30. P. 545—552.

Doyle J. J., Doyle J. L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue // Phytochem. Bull. 1987. Vol. 19. P. 11—15.

Flores-Moya A., Fernandez J. A., Niell F. X. Growth pattern, reproduction and self-thinning in seaweeds // J. Physol. 1996. Vol. 32. P. 767—769.

Fuentes J. M., Niell F. X. La entidad taxonomica de *Fucus muscoides* (Cotton) Feldmann: interpretation de un experimento de transplanto // Invest. Pesq. Barc. 1985. Vol. 49. N 3. P. 435—438.

Hardy F. G., Scott G. W., Sisson P. R. et al. Pyrolysis mass spectrometry as a technique for studying inter- and intraspecific relationships in the genus *Fucus* // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1998. Vol. 78. N 1. P. 35—42.

Hartog den C. The Epilithic Algal Communities Occuring Along the Coast of the Netherlands. Amsterdam, 1959. 241 p.

Hoek van den C., Admiraal W., Colijn F., Jonge de V. N. The Role of Algae and Seagrasses in the Ecosystem of the Wadden Sea: a Review // Flora and Vegetation of the Wadden Sea. Marine Botany. 1979. N 3. P. 9—206.

Jordan A. J., Vadas R. L. Influence of environmental parameters on intraspecific variations in *Fucus vesiculosus* // Mar. Biol. 1972. Vol. 14. P. 248—252.

Kalvas A., *Kautsky L.* Geographical variation in *Fucus vesiculosus* in the Baltic and North Seas // Eur. J. Physiol. 1993. Vol. 28. N 2. P. 85—91.

Leclerc M. C., *Barriel V.*, *Lecointre G.*, *de Reviers B.* Low divergence in rDNA ITS sequences among five species of *Fucus* (*Phaetophycacea*) suggests a very recent radiation // J. Mol. Evolution. 1998. Vol. 46. P. 115—120.

Luther H. Occurrence and ecological requirenments of *Fucus vesiculosus* in semi-enclosed inlets of the Archipelago Sea, SW Finland // Ann. Bot. Fennici. 1981. Vol. 18. P. 187—200.

Mathieson A. C., *Dawes C. J.* A muscoides-like *Fucus* from a Maine salt marsh: its origin, ecology, and taxonomic implication // Rhodora. 2001. Vol. 103. N 914. P. 172—201.

Maximova O. V. Fucus vesiculosus, *Rivularia atra* and *Littorina* spp.: Interactions at White Sea intertidal // Abstr. EURECO-99, session 3/4. 1999. Greece, Halikidiki. P. 92.

Niell F. X., *Miranda A.*, *Pazo J. P.* Studies on the Morphology of the Megaecade *limicola* of *Fucus vesiculosus* L. with Taxonomical Comments // Bot. Mar. 1980. Vol. 23. N 5. P. 303—307.

Nienburg W. Fucus mytili spec. nov. // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1932. Vol. 50. S. 28—41 + 1 Tafel.

Oertzen von J.-A. Das Leben im Brackwasser — Konfrontation oder Opportunismus? // Biol. Rdsch. 1988. Vol. 26. N 4. S. 197—212.

Parr A. E. Quantitative observations in the pelagic *Sargassum* vegetation of the western North Atlantic // Bull. Bingham Oceanogr. Collect. 1939. Vol. 6. Art. 7. 99 p.

Powell H. T. Studies in the genus *Fucus* L. I. *Fucus distichus* L. emend Powell // J. mar. biol. Ass. U. K. 1957. Vol. 36. N 2. P. 407—432 + 2 Plates.

Russell G. Spatial and environmental components of evolutionary change: interactive effects of salinity and temperature on *Fucus vesiculosus* as an example // Helgoländer Meeresunters. 1987. Vol. 41. P. 371—376.

Ruuskanen A., *Bäck S.* Morphological changes in submerged *Fucus vesiculosus* (L.) (Phaeophyta) along the salinity gradient of River Keret estuary, Russia // Sarsia. 2002. Vol. 87. P. 185—188.

Sauvageau C. Sur deux *Fucus* récoltés à Arcachon (*Fucus platycarpus* et *Fucus lutarius*) // Bull. d'Arcachon Stat. Biol. 1908. Vol. 11. P. 65—224.

Scott G. W., *Hull S. L.*, *Hornby S. E.* et al. Phenotypic variation in *Fucus spiralis* (*Phaeophyceae*): morphology, chemical phenotype and their relationship to the environment // Eur. J. Physiol. 2001. Vol. 36. P. 43—50.

Serrão E. A., *Alice L. A.*, *Brawly S. H.* Evolution of the *Fucaceae* (*Phaeophyceae*) inferred from nrDNA-ITS // J. Phycol. 1999a. Vol. 35. Is. 2. P. 382—394.

Serrão E. A., *Brawly S. Y.*, *Hedman J.* et al. Reproductive success of *Fucus vesiculosus* (*Phaeophyceae*) in the Baltic Sea // J. Physiol. 1999b. Vol. 35. Is. 2. P. 254—269.

Skrine P. M. A member of the *Fucaceae* from the Dovey salt-marshes // Journal of Botany. 1929. Vol. 67. P. 241—243.

Swofford D. L. PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) and Other Methods. Version 4.0b1. 1998. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Taylor W. R. Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas. 1960. Ann Arbor. The University of Michigan Press. 870 p.

Vernon J. E. N. Corals in space and tine: the biogeography and evolution of the Scleractinia. 1995. Ithaca and London: Cornell University Press. 321 p.

Wallace A. L., *Klein A. S.*, *Mathieson A. C.* Determining the affinities of salt marsh fucoids using microsatellite markers: evidence of hybridization and introgression between two species of *Fucus* (*Phaeophyta*) in a Main estuary // J. Phycol. 2004. Vol. 40. P. 1013—1027.

Wallace A. L., *Klein A. S.*, *Mathieson A. C.* The genetic affinities of *Fucus cottonii* Wynne et Magne from Rosmuc, Ireland // Abstracts: 44th Northeast Algal Symposium (NEAS). 2005. P. 39.

Wynne M. J., *Magne F.* Concerning the name *F. muscoides* (Cotton) J. Feldman et Magne // Cryptogamie: Algologie. 1991. Vol. 12. N 1. P. 55—65.

SUMMARY

In 1996 three fucoid algae were noticed in the White Sea (Kandalakshsky Bay). None of them was observed in the basin previously. They vegetate in the estuary of the river Chernaya (Black River) and in some other localities characterized by soft bottom and more or less intensive coastal fresh-water run-off. It was clear that two of them belonged to the genus *Fucus*, and the third one looked like a dwarf *Ascophyllum nodosum*. In 2002—2003 the nrDNA-ITS-1 investigation was carried out to establish the relations with common local seaweeds. The genetic entity of two new forms (benthopleustonic and dwarf muscoides-like) with *Fucus vesiculosus*, and the third one with *A. nodosum* was shown. The loo-

se-lying (benthopleustonic) form is new for science. It is associated with *Zostera marina* in low littoral and high sublittoral zones, being anchored by mussels' byssus and green filamentous algae. It lacks the vesicles, basal disk or rhizoids, has a narrow thallus, branched dichotomously or irregularly, and often bears numerous proliferations. Rare fertile thalli are unisexual, bearing marginal ovoid receptacles with normally developed oogonia and antheridia. We name it *F. vesiculosus* ecad *vehovianus*. The dwarf form is well known in other regions of the World Ocean under the name of *F. vesiculosus* ecad *muscoides*, and even under the separate specific name *F. cottonii*. We name the third form *A. nodosum* ecad *muscoides*. We consider all these algae to be ecological forms (ecads) instead of independent taxonomic units. Our opinion is based not only on genetic results, but also on our field observations. We have observed the direct growth of muscoides-like *Fucus* and *Ascophyllum* from the fragments of large thalli buried in silty sand.

УДК 581.412 : 582.893.6 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 7

© С. Е. Петрова

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ЗОНТИЧНЫХ (*UMBELLIFERAE*) СРЕДНЕЙ РОССИИ

S. E. PETROVA. MORPHOLOGICAL STUDY OF UNDERGROUND STRUCTURES OF SOME MIDDLE RUSSIAN *UMBELLIFERAE*

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Воробьевы горы, биологический факультет, кафедра высших растений
Факс 8 (495) 939-18-27
E-mail: petrovasveta@list.ru
Поступила 29.12.2006

Проведены морфологический и онтогенетический анализы подземных органов у 13 видов зонтичных Средней России, принадлежащих к различным экологическим группам и обладающих разными биоморфами. Выделены следующие типы организации подземнопобеговой и корневой систем растения: эпигеогенно короткокорневищные, включающие одноглавые стержнекорневые, многоглавые стержне-кистекорневые и кистекорневые; эпигеогенно длиннокорневищные стержне-кистекорневые и бахромчато-кистекорневые; гипо-эпигеогенно длиннокорневищные бахромчато-кистекорневые; неявнокорневищные стержне-кистекорневые и кистекорневые; стержнекорневые без специализированных подземнопобеговых структур; гипокотильно клубнеобразующие; корнеотпрысковые стержне-кистекорневые и кистекорневые.

Ключевые слова: корень, корневые системы, эпи- и гипогеогенные корневища, корневые отпрыски, клубень, *Umbelliferae*.

Данные о строении подземных органов зонтичных в литературе малочисленны и касаются ограниченного числа видов. К исследованиям сравнительного характера можно отнести работу Л. И. Сдобниной и М. Г. Пименова (1991) по особенностям морфологии и анатомии подземных структур у ряда геофильных зонтичных. Ими установлена природа запасающих органов, выявлены гомологии в структурной организации и отмечена возможность использования полученных данных в систематике семейства. Морфологические особенности корневых систем некоторых зонтичных в связи со своеобразием эколого-географических условий произрастания в центрально-черноземной полосе России кратко описаны В. Н. Голубевым (1962). В ряде публикаций анализируются макро- и микроструктура контрактильных корней (Василевская, Бирюлева, 1973), описывается место возникновения и строение эфиромасличных канальцев (Esau, 1940; Deutschmann, 1969). В целом работ по особенностям макроморфологии подземных органов представителей данного семейства относительно мало, что не позволяет дать полную биоморфологическую характеристику отдельных видов, определить направление адаптивной специализации растений к различным условиям среды, уточнить спорные вопросы систематики отдельных таксонов, а также ограничивает возможность использования подземных органов зонтичных в практических целях.

Материал и методика

Нами была изучена подземная сфера у 13 представителей зонтичных Средней России, принадлежащих к различным экологическим группам и имеющих разные жизненные формы. Исследовано морфологическое строение корней, корневищ и клубней у разновозрастных особей (от проростков до генеративных растений). Географические пункты и биотопы, в которых проводили наблюдение за ростом, развитием и поведением растений в природе, а также сбор материала для лабораторных исследований представлены в таблице.

Местообитания и географические пункты, в которых проводились наблюдения за растениями

Вид	Местообитания	Географические пункты
Aegopodium podagraria L.	Опушка хвойно-широколиственного леса	Московская обл., НП «Лосиный остров», в черте г. Королева
Angelica palustris (Bess.) Hoffm.	Болото в пойме р. Колпь	Владимирская обл., Гусь-Хрустальный р-н
Cenolophium denudatum (Hornem.) Tutin	Берег Белого моря, на высокой притеррасной части р. Оки	Республика Карелия, Лоухских р-н, на территории ББС МГУ; Калужская обл., близ с. Перемышль
Chaerophyllum aromaticum L.	Пойменный луг р. Оки, Москва-река	Московская обл., окраина г. Пущино, г. Звенигород
C. prescottii DC.	То же	То же
Cicuta virosa L.	Болото, берег р. Клязьма, р. Цна, в воде	Московская обл., г. Королев; Тверская обл., г. Вышний Волочок
Conioselinum tataricum Fisch.	Берег Белого моря (под пологом широколиственного леса)	Республика Карелия, Лоухский р-н, на территории ББС МГУ; Калужская обл., Козельский р-н, НП «Угра», Березическое лестничество
Oenanthe aquatica (L.) Poir.	Лесное болото, берег пруда, р. Угра, в воде	Московская обл., Химкинский р-н, близ пос. Чашниково; Калужская обл., Козельский р-н, НП «Угра», Березическое лесничество
Pimpinella saxifraga L.	Опушка смешанного леса, вдоль дорог, суходольный луг	Московская обл., НП «Лосиный остров», в черте г. Королева; Орловская обл., НП «Орловское полесье», Красниковское лесничество
Sium latifolium L.	Берег р. Угра Вышневолоцкого водохранилища, в воде (выращивался в культуре, вне воды)	Калужская обл., Козельский р-н, НП «Угра», Березическое лесничество; Тверская обл., г. Вышний Волочок
S. sisaroideum L.	Берег р.Тихая, сосна (выращивался в культуре)	Воронежская обл., Лискинский р-н, Дивногорье
Thyselium palustre (L.) Rafin.	Лесное болото	Московская обл., Химкинский р-н, близ пос. Чашниково; Тверская обл., окраина г. Вышний Волочок
Torilis japonica (Houtt.) DC	Опушка широколиственного леса	Московская обл., г. Пущино

Результаты исследования и осуждение

В результате исследования были выделены следующие типы организации подземнопобеговой и корневой систем (вместо термина «каудекс» используется термин «эпигеогенное корневище»).

1. Эпигеогенно короткокорневищные: одноглавые стержнекорневые (малолетние монокарпики: гигрофит *Angelica palustris*, мезофит *Torilis japonica*); многоглавые стержне-кистекорневые и кистекорневые (многолетние поликарпики — гигромезофиты *Chaerophyllum aromaticum*, *Cenolophium denudatum*, *Conioselinum tataricum*, ксеромезофит *Pimpinella saxifraga*, гигрофит *Thyselium palustre*); кистекорневые (многолетние поликарпики — гелофит *Cicuta virosa*, гигрофит *Sium sisaroideum*).

2. Эпигеогенно длиннокорневищные (или вынужденно длиннокорневищные) стержне-кистекорневые и бахромчато-кистекорневые (*Cenolophium denudatum*, *Pimpinella saxjfraga*).

3. Гипо-эпигеогенно длиннокорневищные бахромчато-кистекорневые (многолетний поликарпик, мезофит *Aegopodium podagraria*).

4. Неявнокорневищные, включающие стержне-кистекорневые и кистекорневые (малолетний монокарпик, гелофит *Oenanthe aquatica*).

5. Стержнекорневые без специализированных подземнопобеговых структур (однолетник *Torilis japonica*).

6. Гипокотильно клубнеобразующие стержне-кистекорневые (двулетник, гигромезофит *Chaerophyllum prescotii*).

7. Корнеотпрысковые, стержне-кистекорневые и кистекорневые (многолетний поликарпик, гелофит *Sium latifolium*).

1. На ранних этапах онтогенеза у эпигеогенно коротккорневищных стержнекорневых и стержне-кистекорневых растений формирование подземных органов идет сходным образом. Быстро растущий в длину главный корень у виргинильных особей образует хорошо развитую стержневую систему. Уже у проростков гипокотиль редьковидно утолщается в связи с активным накоплением питательных веществ, а в дальнейшем приобретает контрактильность, что способствует заглублению верхушечной почки в почву. Ко времени первого цветения (которое у большинства видов происходит на 2—5-м году жизни, а у *Conioselinum tataricum* нередко только на 14—18-м году) (Волкова, 2001) имеется укороченное эпигеогенное корневище, образованное за счет погруженных в почву базальных метамеров годичных приростов главного побега, придаточные корни разной толщины и мощный, разветвленный до третьего-четвертого порядка контрактильный главный корень. Однако наряду с общими чертами подземные органы изученных видов в виргинильном периоде развития имеют и некоторые различия.

У *Cenolophium denudatum* корневище с поверхности плотно покрыто волокнистыми остатками сближенных прошлогодних листьев. Главный корень часто ориентирован не вертикально в глубь почвы, а параллельно поверхности, что отмечается у особей, произрастающих на прибрежной полосе Белого моря и на песчаной притеррасной части р. Оки.

У *Conioselinum tataricum* рано (уже у ювенильных особей) образуются придаточные корни, как на гипокотиле, так и в узлах главного побега, в результате чего корневая система становится аллогоморизной. Корневище, гипокотиль и все типы корней растения имеют сильный пряный запах и несут кольцевые утолщения в виде бугорков — очагов отхождения одиночных многолетних и групповых эфемерных придаточных корней. Такие каллусоподобные образования были нами отмечены у виргинильных особей многих видов, в частности у *Chaerophyllum aromaticum*, *Cenolo-*

phium denudatum, однако наиболее многочисленны и более или менее упорядочены они у *Conioselinum tataricum*, поэтому эта структурная особенность, а также специфически запах подземных органов могут служить диагностическими признаками вида. Главный корень у последнего вида нередко отмирает уже в середине виргинильного периода и замещается одним или несколькими близлежащими придаточными корнями, так что корневая система приобретает характер вторично гоморизной.

В генеративном периоде изменения в подземной сфере сводятся к следующему: у поликарпических видов формируется разветвленное симподиальное, сильно морщинистое вертикальное корневище, в узлах которого наряду с почками имеются придаточные корни, одни из которых являются многолетними толстыми якорными, часто в основании контрактильными, а другие — эфемерными тонкими питающими, расположенными группами (рис. 1). Система главного корня у большинства видов продолжает интенсивно развиваться, лишь у *Chaerophyllum aromaticum* и *Conioselinum tataricum* главный корень останавливается в росте и начинает отмирать начиная с верхушки. В конце генеративного периода можно определить относительный возраст растений по числу следов на корневище, оставшихся от отмерших симподиально возобновляющихся монокарпических побегов. Возраст растений в постгенеративном периоде, по нашим подсчетам, достигает в среднем 12—20, а у *Conioselinum tataricum* (Волкова, 2001) — 24—30 лет.

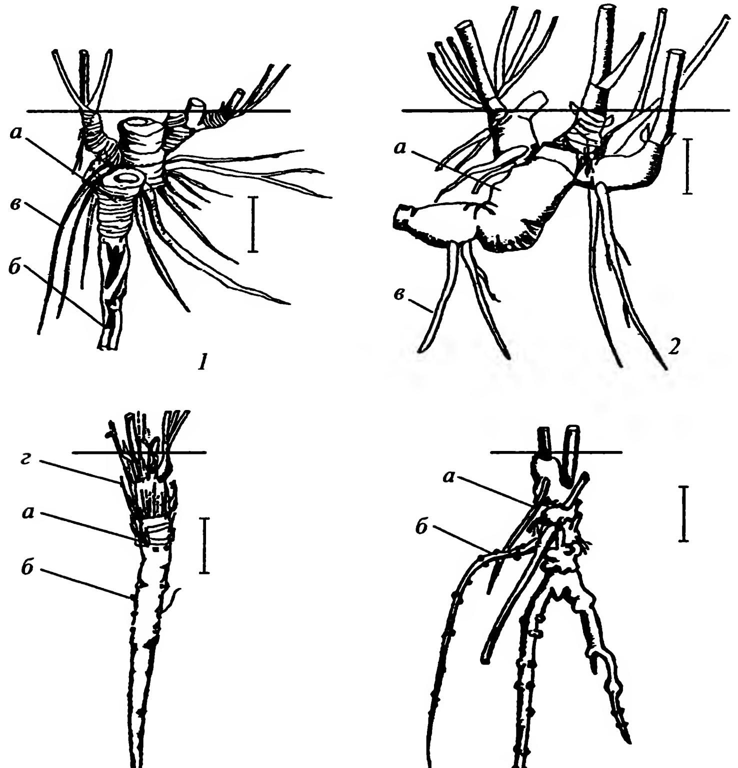


Рис. 1. Строение подземных органов эпигеогенно короткокорневищных растений.

1 — *Thyselium palustre*, *2* — *Chaerophyllum aromaticum*, *3* — *Cenolophium denudatum*, *4* — *Conioselinum tataricum*. *а* — эпигеогенное корневище, *б* — главный корень, *в* — придаточный корень, *г* — волокнистые остатки прошлогодних листьев. Масштабная линейка — 3 см.

Несмотря на общие тенденции развития, выявлены индивидуальные особенности строения, характерные для подземных органов растений в генеративном периоде развития. Так, у малолетних монокарпиков *Angelica palustris*, *Torilis japonica* придаточные корни очень малочисленны. В главном корне образуются дупла и изгибы, что приводит к его дезинтеграции и последующему отмиранию. У растений *Cenolophium denudatum*, произрастающих на песчаной прибрежной отливно-приливной полосе, как и у *Pimpinella saxifraga*, обитающих на песчаном субстрате и регулярно засыпаемых песком, боковые ветви эпигеогенного корневища часто имеют сильно вытянутые базальные междоузлия, за счет которых почки возобновления выносятся к поверхности субстрата. В этом случае структура подземных органов данных видов может быть отнесена к типу эпигеогенно длиннокорневищных, или вынужденно длиннокорневищных. При этом у особей *Cenolophium denudatum*, обитающих на приморском побережье, заметные изменения претерпевает и структура главного корня. Последний слабо разветвлен и на значительном протяжении (до 1 м) простирается горизонтально в верхних слоях субстрата.

У генеративных растений *Conioselinum tataricum* (рис. 1, *4*) корневище сохраняет характерный пряный запах и узловатую структуру, с большим количество одиночных многолетних и расположенных группой эфемерных придаточных корней. Последние возникают весной, к началу цветения растения отмирают. Таким образом, у данного вида можно отметить не только диморфизм корней, но и ярко выраженную сезонную динамику их образования.

По-другому протекает развитие подземных органов в онтогенезе растения у эпигеогенно короткорневищных кистекорневых видов *Cicuta virosa* и *Sium sisaroideum*.

У *Cicuta virosa* при прорастании семени гипокотиль образует в месте перехода к главному корню заметное шаровидное утолщение (рис. 2, *1*). На нем, а также в основании семядольного узла рано закладываются придаточные корни. Главный корень слабо разветвлен и обладает незначительным ростом в длину. У ювенильных особей гопокотиль утолщается и приобретает коричневую окраску в связи с образованием поверхностной пробки (рис. 2, *2*). Придаточные корни продолжают интенсивно формироваться на нижних узлах побега и гипокотиле. Наблюдаются первые признаки отмирания главного корня. Базальные утолщения междоузлия розеточного побега ювенильного растения приобретают округлые очертания; формируется эпигеогенное корневище с многочисленными узловыми придаточными корнями, имеющее на первых этапах смешанное гипокотильно-побеговое происхождение. Главный корень полностью отмирает.

У виргинильных (3—4-летних) растений подземное сильно утолщенное корневище включает до 12—15 хорошо заметных междоузлий и узлов, которым на поперечном сечении соответствуют воздушные камеры, разделенные перегородками (рис. 2, *4*). Нижняя часть корневища относительно быстро сгнивает. В узлах корневища наряду с тонкими питающими придаточными корнями ближе к основанию образуются толстые короткие контрактильные придаточные корни, которые выполняют функцию закрепления и заглубления растения в грунт. Нередко при росте растения в воде, когда верхние метамеры корневища выступают над субстратом и оказываются в водной среде, на них образуются придаточные корни подводного типа: тонкие мягкие сильно разветвленные, способные поглощать воду и минеральные вещества непосредственно из окружающей среды. К осени корневище заметно удлиняется за счет интеркалярного роста междоузлий, в результате чего камеры на поперечном сечении приобретают вид широких прямоугольников. На вегетативном побеге в пазухах листьев закладываются почки, которые реализуются либо непосредственно в виргинильном возрастном состоянии, обеспечивая

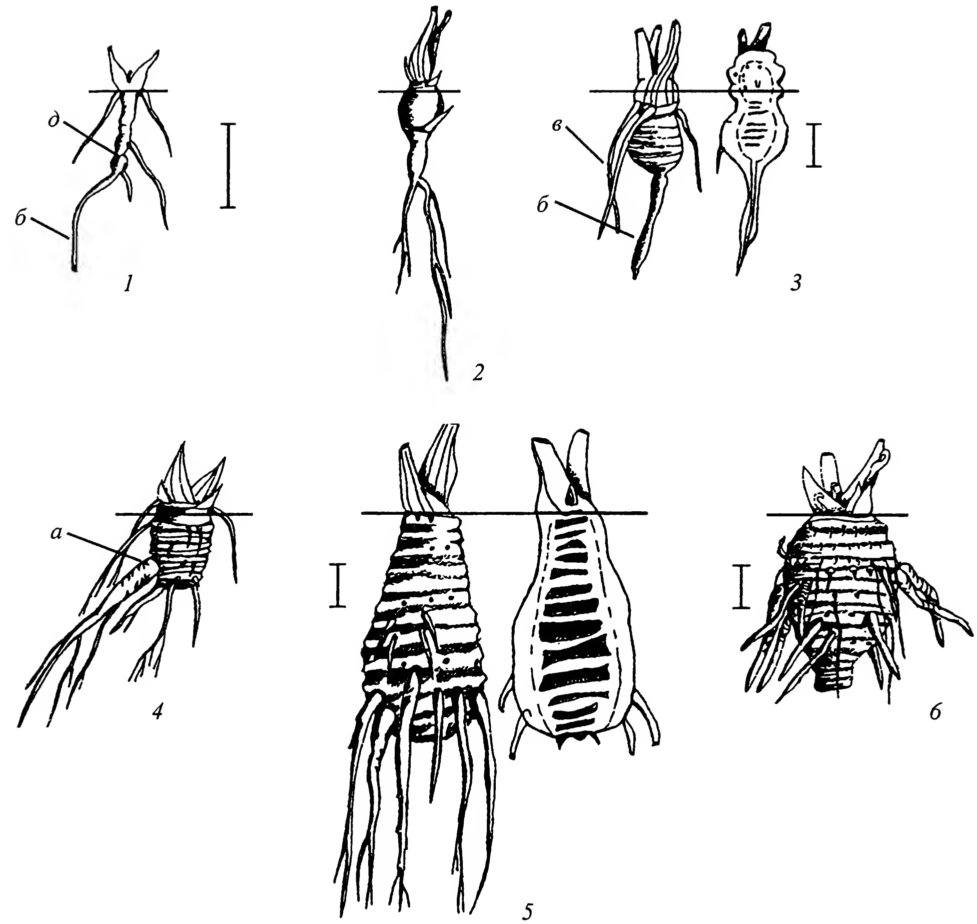


Рис. 2. Строение подземных органов *Cicuta virosa* на разных стадиях онтогенеза особи.

1 — проросток; *2* — ювенильное растение; *3* — имматурное растение; *4* — виргинильное растение; *5*, *6* — генеративное растение. *д* — гипоктиль. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка — 2 см.

базитонное ветвление побега, а следовательно, и корневища, либо при переходе растения к репродукции.

У генеративной особи подземные органы представлены многолетним корневищем с хорошо выраженными междоузлиями, (9—15) и узловыми диморфными придаточными корнями (рис. 2, *5*, *6*). На узлах верхних метамеров корневища имеются пазушные почки, 1—2 из которых раскрываются и дают боковые розеточные побеги, функционирующие наряду с главным и впоследствии обеспечивающие ветвление корневища. Иногда гиподий боковых розеточных побегов сильно удлиняется, удаляя их от материнского побега, и укореняется в узлах. Корневище постоянно отмирает близ основания, а функционирующими остаются обычно 9—16 метамеров, т. е. — прирост трех предыдущих лет.

У другого кистекорневого вида *Sium sisaroideum* (рис. 3) с началом активного роста почечки проростка на гипокотиле близ корневой шейки и в семядольном узле также закладываются придаточные корни и корневая система рано становится аллогоморизной (Петрова, Барыкина, 2005). Вскоре сильно утолщаются гипокотиль и придаточные корни, приобретающие функции запасания веществ и контрактиль-

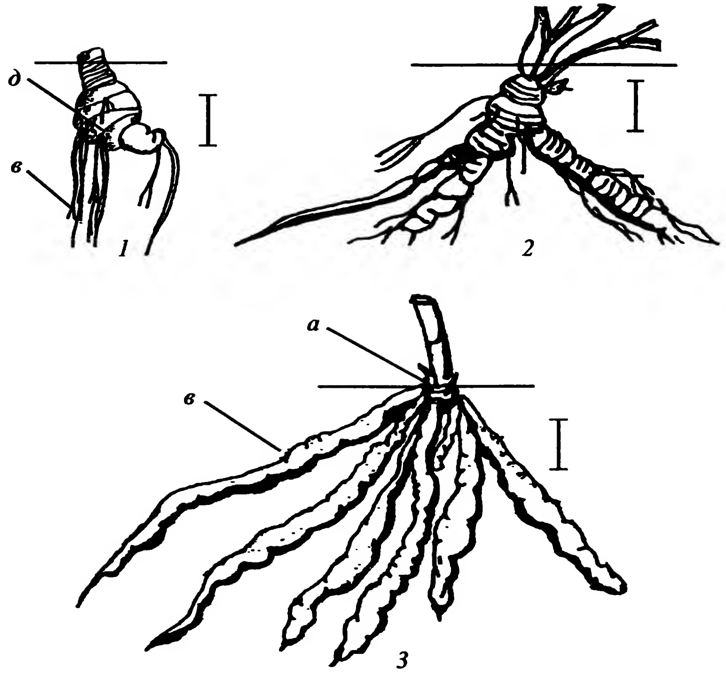


Рис. 3. Строение подземных органов *Sium sisaroideum* на разных стадиях онтогенеза особи.

1 — ювенильное растение, 2 — виргинильное растение, 3 — генеративное растение. Обозначения те же, что и на рис. 1 и 2. Масштабная линейка — 1 см.

ности и имеющие светлую окраску (рис. 3, *1*, *2*). Главный корень останавливается в росте и теряется среди придаточных.

В генеративном периоде (у 1—2-летних особей) (рис. 3, *3*) наблюдается резкая специализация придаточных корней, что отражается в особенностях их строения: одни толстые (3—5 мм в диам. и до 220 мм дл.), неветвящиеся, морщинистые, часто четковидно или клубневидно утолщенные, запасающие, а другие тонкие (1—3 мм в диам.), поглощающие. Во время цветения запасные вещества в утолщенных корнях утилизируются. В основании боковых почек возобновления, закладывающихся на укороченном корневище, образуются новые придаточные корни, сходные с таковыми у главного побега.

2. К типу эпигеогенно длиннокорневищных (или вынужденно длиннокорневищных) можно отнести подземные системы некоторых представителей (*Cenolophium denudatum* и *Pimpinella saxifraga*), обычно имеющих вертикальные короткие корневища, но в связи со специфическими условиями обитания способных изменять их структуру.

Так, у генеративных особей *Cenolophium denudatum*, произрастающих на песчаном субстрате пойменной и высокой притеррасной части р. Оки, при регулярном засыпании растения песком и водными наносами из погруженных почек формируются удлиненные плагиотропные участки корневища (рис. 4, *7*). Нормально развитые ассимилирующие листья на его метамерах отсутствуют, однако в узлах имеются зачатки эфемерных придаточных корней, развивающихся, вероятно, весной и отмирающих уже к началу июня. Такие корневища около 1—1.5 см диам. и до 16 см дл. внешне очень похожи на главный корень. Они способны ветвиться за счет реализации спящих почек, образованных ранее в пазухах сближенных листьев про-

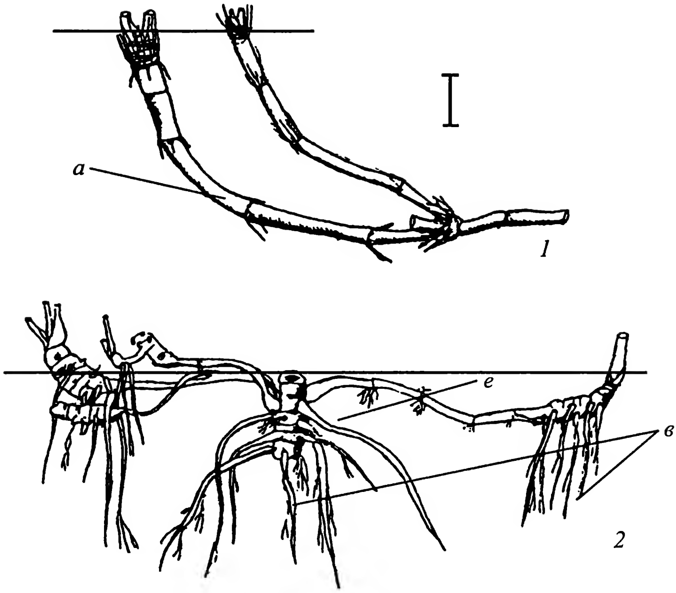


Рис. 4. Строение подземных органов эпигеогенно (*1*) и гипо-эпигеогенно (*2*) длиннокорневищных растений.

1 — *Cenolophium denudatum*, *2* — *Aegopodium podagraria*. *е* — гипо-геогенное корневище. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3. Масштабная линейка — 5 см.

шлогодних приростов наземного побега или редуцированных листьев корневища. Такие почки выживают и получают импульс к развитию только при погребении частей побегов, в противном случае они недоразвиваются и засыхают (Нухимовский, 1997). Главный корень либо отмирает, либо ориентирован, как и корневище, на большом протяжении почти горизонтально и лишь близ верхушки принимает вертикальное положение.

Подобное преобразование биоморфы, в частности увеличение длины подземных междоузлий корневища, вслед за Е. Л. Нухимовским (1997) было отмечено нами у *Pimpinella saxifraga*. Однако у этого вида все ветви корневища и мощно развитый главный корень направлены вертикально в глубь субстрата.

3. К типу гипо-эпигеогенно длиннокорневищных принадлежит подземная система *Aegopodium podagraria*. Главный корень у ювенильных особей нарастает в длину незначительно, но, как и у других кистекорневых растений, образуется большое число мощных гипокотильных придаточных корней. Имматурные особи характеризуются наличием вытянутого в горизонтальном направлении гипокотиля и эпигеогенного корневища с отходящими от них придаточными корнями. На этом этапе развития, как отмечает О. В. Смирнова (1967), впервые в онтогенезе происходит подземное ветвление, появляются отбеги, т. е. дочерние побеги, имеющие длинные тонкие плагиотропные подземные участки, представляющие собой гипогеогенные корневища.

Подземная сфера у генеративных растений, образующих клон, возникший от материнской особи в результате вегетативного разрастания за счет многочисленных отбегов, простирается на значительные расстояния в горизонтальном направлении (рис. 4, *2*). При этом укороченные толстые эпигеогенные корневища, образованные приростами укороченных междоузлий надземных вегетативных побегов с утолщенными и тонкими разветвленными придаточными корнями, чередуются с удлиненными тонкими плагиотропными разветвленными гипо-геогенными участками, имеющими в узлах чешуевидные листья и придаточные корни.

4. Тип неявнокорневищных стержне-кистекорневых и кистекорневых включает подземные системы *Oenanthe aquatica*. У особей данного вида вскоре после прорастания формируются гипокотильные и стеблевые придаточные корни, которые на протяжении онтогенеза приобретают все бóльшую роль. Главный корень растет медленно и слабо ветвится. Нередко он отмирает уже у ювенильных особей, и тогда корневая система становится вторично гоморизной. Так как этот вид является гелофитом и может развиваться как в водной среде на небольшой глубине, так и на суше, то в структурной организации корневой системы обеих экоформ прослеживаются заметные различия. Корневая система водной экоформы (у виргинильных и генеративных особей), как правило, гоморизная, состоит преимущественно из многочисленных, расположенных на погруженных в толщу воды узлах придаточных корней подводного типа, нередко способных к фотосинтезу, толстые же якорные корни, погруженные в грунт, единичны (рис. 5, *1*). Иногда корневая система остается аллогоморизной, сохраняется заглубленный в субстрат отчетливо выраженный короткий контрактильный главный корень. Корневая система виргинильных и генеративных особей наземной экоформы, как правило, аллогоморизная, включающая сильно морщинистый короткий (до 10 см дл.) разветвленный главный корень и многочисленные диморфные придаточные корни: толстые якорные и тонкие питающие. У некоторых особей, обитающих на мелководье, базальные метамеры главного побега с придаточными корнями в узлах полегают и, будучи погруженными в субстрат, формируют своеобразные укороченные плагиотропные участки наподобие корневищ. Из имеющихся на них пазушных почках развиваются боковые столоновидные дочерние побеги, нередко укореняющиеся в узлах и образующие вертикально ориентированные верхушечные розетки. Последние, формируя при основании придаточные корни, способны отделяться от материнского растения, обеспечивая вегетативное размножение растения и переход типичного монокарпика к олигокарпичности.

5. К типу стержнекорневых без специализированных подземно-побеговых структур принадлежат корневые системы однолетников, в частности *Torilis japonica*, в случае прохождения им жизненного цикла за один вегетационный сезон. На ранних этапах онтогенеза у таких особей развивается быстро растущий стрежневой главный корень, который, углубляясь в почву до 10—20 см и образуя незначительное число разветвленных до второго порядка боковых корней, вскоре теряет темп роста, так что к концу генеративного периода достигает в длину не больше 30 см (рис. 5, *3*). После плодоношения растения корневая система вместе с надземными органами целиком отмирает. В случае развития особей *Torilis japonica* по дву-трехлетнему циклу преобразование подземной сферы идет как у монокарпика *Angelica palustris*, принадлежащего к первому структурному типу.

6. К типу гипокотильно клубнеобразующих относится подземная система двулетнего *Chaerophyllum prescotii*, у которого на ранних этапах онтогенеза (при развитии одного листа) происходит образование клубня в результате утолщения дистальной части гипокотиля, которая, накапливая запасные питательные вещества, приобретает овальную форму. Проксимальная его часть, проявляя контрактильность, становится сильно морщинистой (рис. 5, *4*). На гипокотиле образуются придаточные корни, главный корень удлиняется незначительно. Нельзя не отметить и такую своеобразную подземную структуру, как семядольную трубку, развивающуюся у *Chaerophyllum prescotii* на ранних этапах онтогенеза и служащую защитой для верхушечной почечки. В отличие от ложноодносемядольного геофильного вида *Bunium bulbocastanum* (Васильченко, 1941) придаточные корни

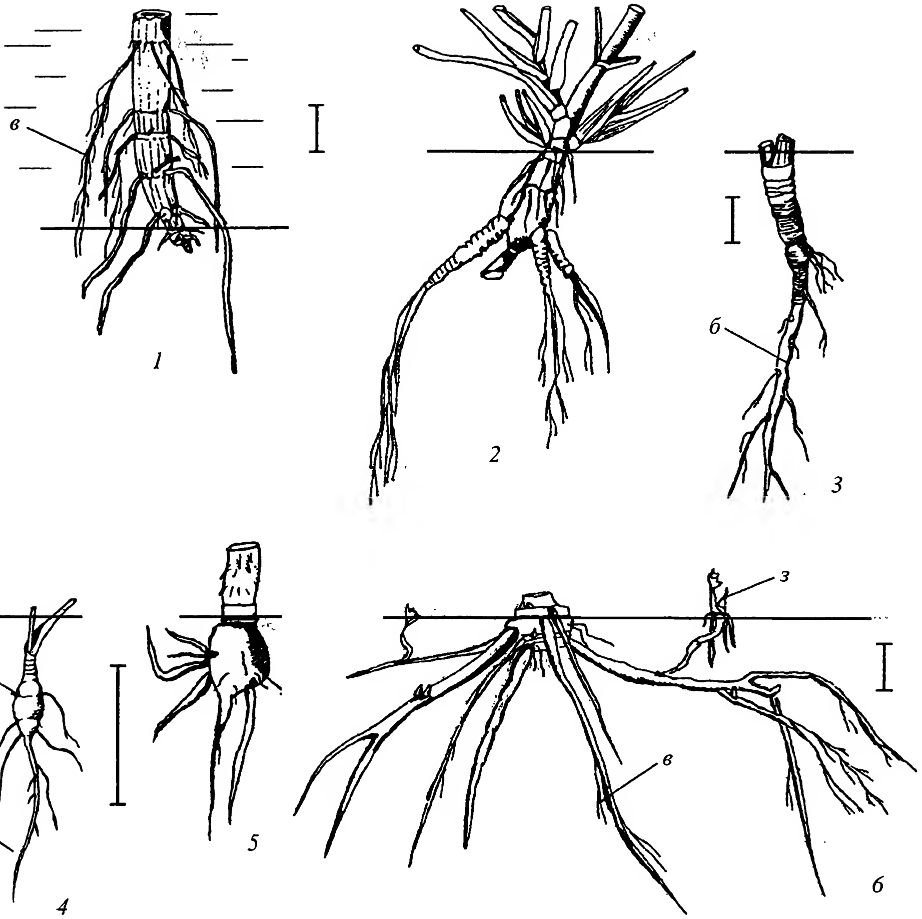


Рис. 5. Строение подземных органов неявнокорневищных (*1*, *2*) стержнекорневых (*3*), клубнеобразующих (*4*, *5*) и корнеотпрысковых (*6*) растений.

1 — водная экоформа *Oenanthe aguatica*, *2* — наземная экоформа *O. aquatica*, *3* — *Torilis japonica*, *4* — ювенильная особь *Chaerophyllum prescottii*, *5* — генеративная особь *C. prescottii*, *6* — *Sium latifolium*. *з* — корневой отпрыск. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—4. Масштабная линейка — 3 см.

на трубке не образуются. К концу первого вегетационного сезона размеры и форма клубня сильно варьируют: он может быть продолговатым, редьковидным, овальным. На втором году жизни при переходе растения к репродукции клубень приобретает округлую форму и имеет хорошо развитые придаточные корни. Главный корень очень короткий, слабо разветвленный. После плодоношения и отмирания главного побега клубень сморщивается и засыхает.

7. Подземные органы у гелофита *Sium latifolium*, включенные в тип корнеотпрысковых, имеют некоторые индивидуальные особенности, в частности связанные с образованием корнями придаточных почек, а также со структурными изменениями, обусловленными развитием растения в наземной или в водной среде. Уже рано в онтогенезе закладываются придаточные корни: сначала на гипокотиле и семядольном узле, а затем в узлах всех базальных метамеров материнского побега. Главный корень водной экоформы в ювенильном возрастном состоянии останавливается в росте, снижает интенсивность ветвления и вскоре деструктурируется. Главный корень у наземной экоформы, наоборот, быстро достигает значи-

тельной длины. На нем, а иногда и на его боковых ответвлениях появляются зачатки придаточных почек (Hegi, 1926; Rauh, 1937). На более поздних этапах развития главный корень отмирает, замещаясь многочисленными придаточными корнями, на которых также закладываются придаточные корни (рис. 5, *б*), развивающиеся впоследствии в корневые отпрыски (Петрова, Барыкина, 2005).

В генеративном периоде (у 2-летних особей) становятся более отчетливо выраженными различия в расположении и строении придаточных корней в зависимости от условий местообитания растений. Так, у погруженных в воду особей корни в большинстве своем узловые мягкие, сильно разветвленные, часто фотосинтезирующие; толстые контрактильные корни, заглубленные в грунт, немногочисленны. При произрастании растения на увлажненном, но не затопленном субстрате, корни также обладают морфофункциональной дифференциацией. Одни сильно утолщаются в связи с функцией запасания питательных веществ, сморщиваются в результате контрактильной деятельности и опробковевают, другие остаются тонкими, эфемерными, поглощающими. На корнях, ориентированных более или менее горизонтально, закладываются и реализуются придаточные почки, дающие начало восходящим дочерним побегам. В зависимости от глубины заложения почек, корневые побеги имеют более или менее удлиненную подземную часть с редуцированными листьями и надземную, образующую розетку с нормально развитыми листьями. Плагиотропные подземные участки корней быстро перегнивают, а отделившиеся корневые отпрыски нередко формируют вторичную стержнекорневую систему, так что их можно легко принять за особи семенного происхождения.

Итак, проведенный нами сравнительно морфологический анализ показал значительный полиморфизм подземных органов у зонтичных. Преобладающим типом подземнопобеговых систем является короткокорневищная, а корневых систем — стержнекистекорневая (аллогоморизная) и кистекорневая (вторично гоморизная), которые у большинства видов устанавливаются уже на ранних этапах онтогенеза особи. Многим видам присущи контрактильная способность главного, боковых и придаточных корней, а также структурно-функциональный диморфизм последних, обеспечивающий адаптацию растений к условиям обитания. Выявленные отличительные особенности подземных органов нередко видоспецифичны и могут не только характеризовать жизненную форму растения, но и служить дополнительными признаками при уточнении систематического положения конкретного таксона. В некоторых случаях подземная сфера у особей одного вида представлена несколькими структурными типами, что говорит о пластичности подземных органов, обусловленной эколого-географическими условиями развития.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00977).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевская В. К., Бирюлева Э. Г. Морфологическое и анатомическое строение контрактильных корней некоторых растений сем. зонтичных // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л., 1973. С. 57—64.

Васильченко И. Т. О филогенетическом значении морфологии прорастания у зонтичных (*Umbelliferae*) // Сов. бот. 1941. № 3. С. 30—40.

Волкова Л. В. Онтогенез и особенности биологии *Conioselinum tataricum* (*Apiaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 85—93.

Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Воронеж, 1962. 511 с.

Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1: Теория организации биоморф. М., 1997. 629 с.

Петрова С. Е., Барыкина Р. П. Сравнительный биоморфологический анализ *Sium latifolium* и *Sium sisaroideum* (*Apiaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 12. С. 1836—1847.

Сдобнина Л. И., Пименов М. Г. Анатомические особенности подземных органов некоторых геофильных зонтичных // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1527—1538.

Смирнова О. В. Онтогенез и возрастные группы осоки волосистой (*Carex pilosa* Scop.) и сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 100—113.

Deutschmann F. Anatomische Studien über die Exkretgänge in Umbelliferenwurzeln // Beitr. Biol. Pflanzen. 1969. Bd 45. S. 409—440.

Esau K. Storage organ of *Daucus carota* // Hilgardia. 1940. Vol. 13. N 5. P. 190—208.

Hegi G. Ilustrierte Flora von Mittel-Europa. München, 1926. Bd 5. Teil. 2. 1562 S.

Rauh W. Die Bildung von Hypokotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen // Nova Acta Leopoldina. 1937. Bd 4. N 24. 40 S.

SUMMARY

The morphological study of underground organs of 13 *Umbelliferae* species have revealed the considerable variety of their structure. The most widespread underground shoot systems are rhizomes, root systems are allorhizy and homorhizy. Some distinctive features of underground organs can be used for the complete description of plants life forms and for the precise definition of taxonomic status of a certain taxon. Plasticity of underground structure, being typical for some species, is closely connected with special environmental conditions.

УДК 582.4/.9-18 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 7

© Г. К. Зверева

ОСОБЕННОСТИ РАСПОЛОЖЕНИЯ КЛЕТОК ХЛОРЕНХИМЫ В ЛИСТОВЫХ ПЛАСТИНКАХ ЗЛАКОВ

G. K. ZVEREVA. PATTERNS OF THE CHLORENCHYMA CELLS ARRANGEMENT IN LEAF BLADES OF GRASSES

Новосибирский государственный педагогический университет
630126 Новосибирск, ул. Вилюйская, 28
Факс (383) 268-02-97
E-mail: labsp@ngs.ru
Поступила 06.08.2004
Окончательный вариант получен 29.12.2006

Изучено строение ассимиляционной ткани листовых пластинок у 50 видов сем. *Poaceae*, произрастающих в разных природно-климатических условиях Сибири. У большинства видов в хлоренхиме имеются клетки сложной формы (ячеистые клетки). Вместе с тем у многих видов злаков они единичны или вовсе отсутствуют. Выявлены особенности расположения простых и сложных клеток мезофилла у растений с разными типами структуры листа, показано отсутствие принципиальных различий в пространственной организации клеток мезофилла у C_3- и C_4-злаков. Выделены и охарактеризованы некоторые типы мезофилла листовых пластинок злаков.

Ключевые слова: *Poaceae*, мезофилл, хлоренхима, ячеистые клетки, пространственная организация мезофилла.

Считается, что для листьев большинства злаков характерно наличие гомогенного типа мезофилла, при этом представители разных экологических групп различаются в основном размерами и плотностью расположения клеток хлоренхимы, а коронарный тип строения дополнительно включает специализированную обкладку пучков (Brown, 1958; Metcalfe, 1960; Жуковский, 1964; Васильев и др., 1978; Эзау, 1980; Шийрэвдамба, 1990, и др.). В то же время отмечается, что многим видам злаков свойственна дифференциация клеток ассимиляционной ткани листа на палисадные и губчатые (Имс, Мак-Даниэльс, 1935; Николаевский, 1970; Венжик, Николаевская, 2001, и др.). В мезофилле представителей подсем. *Bambusoideae* отмечали наличие особых специализированных клеток (fusoid cells) и клеток с выростами стенок внутрь полости (arm cells, plicate cells) (Harberlandt, 1928; Freier, 1959 — цит. по: Эзау, 1980; Metcalfe, 1960; Renvoize, 1985, и др.). В листьях культурных злаков были обнаружены крупные, разветвленные клетки хлоренхимы, состоящие из разного числа так называемых «клеточных ячеек» или секций (Tuan, 1962; Chonan, 1965, 1970; Березина, Корчагин, 1987, и др.). Нами было показано наличие ячеистых клеток в мезофилле листьев дерновинных злаков степей (Зверева, 1998). В последнее время при изучении мезоструктуры злаков, особенно культурных, большое внимание уделяется особенностям формы и методам вычисления площади поверхности и объема сложных клеток, в том числе и ячеистых (Иванова, Пьянков, 2002; Бурундукова и др., 2003; Храмцова и др., 2003). Вместе с тем практически не исследовано, насколько широко распространены клетки сложной формы в пределах сем. *Poaceae* и как они расположены в пространстве листа.

Нашей задачей было изучение пространственной клеточной организации хлоренхимы листовых пластинок у представителей разных родов сем. *Poaceae*.

Материал и методика

Структура ассимиляционной ткани листьев изучена у 50 видов сем. *Poaceae*, относящихся к 35 родам и произрастающих в разных природно-географических зонах Сибири (см. таблицу).

Изученные виды растений сем. *Poaceae*

Тип листа	Виды
Фестукоидный (наличие вокруг проводящих пучков двух обкладок: наружной, паренхимной и внутренней, механической)	**Дикорастущие**: *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski (I), *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. (I), *Agrostis gigantea* Roth (II), *A. tenuis* Sibth. (II), *A. stolonifera* L. (II), *Alopecurus aequalis* Sobol. (II), *Beckmannia syzigachne* (Steudel) Fern. (II), *Bromopsis inermus* (Leysser) Holub (II), *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (II), *C. epigeios* (L.) Roth (II), *C. salina* Tzvelev (VIII), *Dactylis glomerata* L. (II), *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. (V), *Elymus sibiricus* L. (VIII), *Elytrigia repens* (L.) Nevski (II), *Festuca gigantea* (L.) Villar (VI), *F. pratensis* Hudson (II), *F. pseudosulcata* Drobov (IV), *F. pseudovina* Hackel ex Wiesb. (II), *F. valesiaca* Gaudin (I), *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski (II), *H. pubescens* (Hudson) Pilg. (II), *Hierochloë odorata* (L.) Beauv. (II), *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link (V), *H. jubatum* L. (III), *Koeleria cristata* (L.) Pers. (I), *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev (VIII), *Melica nutans* L. (VI), *Phleum phleoides* (L.) Karsten (II), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel (II), *Poa angustifolia* L. (II), *P. attenuata* Trin. (I), *Psathyrostachys juncea* (Fischer) Nevski (I), *Puccinellia hauptiana* V. Krecz. (III), *P. macranthera* Krecz. (VIII), *Stipa krylovii* Roshev. (I), *S. pennata* L. (I), *S. zalesskii* Wilensky (I), *Trisetum sibiricum* Rupr. (II) **Культурные** (агрофитоценоз): *Avena sativa* L. (сорт СИР 4) (II), *Hordeum sativum* L. (сорт Новосибирский 80) (II), *Secale cereale* L. (сорт Крупнозерная) (II), *Triticum aestivum* L. (сорт Новосибирская 89) (II)

Тип листа	Виды
Эхинохлоидный (наличие вокруг проводящих пучков только паренхимной обкладки, представленной кранц-клетками)	**Дикорастущие**: *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv. (II), *Panicum miliaceum* L. (II), *Setaria viridis* (L.) Beauv. (II) **Культурные** (агрофитоценоз): *Pennisetum americanum* (L.) Schumann (сорт Кормовое 151) (VII), *Sorghum sudanense* (Piper) Stapf. (сорт Новосибирская 84) (II), *Zea mays* L. (гибрид Обской 150 СВ) (II)
Хлоридоидный (наличие двух обкладок в проводящем пучке: механической и паренхимной из кранц-клеток)	**Дикорастущие**: *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng (V)

Примечание. I—VIII — места сбора: I — Улуг-Хемская степная котловина, Центральная Тува; II — Приобская лесостепь, Новосибирская обл.; III — Барабинская низменность, Новосибирская обл.; IV — Уйбатская степь, Хакасия; V — Центральный Алтай, Республика Алтай; VI — Берег Телецкого оз., Северо-Восточный Алтай, Республика Алтай; VII — Переходная зона Алтая, Республика Алтай; VIII — Загустайская низменность Гусиноозерской котловины, Западное Забайкалье, Бурятия.

Исследовалось анатомическое строение завершивших рост листьев из средней части генеративных побегов злаков, находящихся в состоянии колошения-цветения. Конфигурация клеток рассматривалась на мацерированных давленых препаратах (Possingham, Saurer, 1969), а также на поперечных и продольных срезах свежих и фиксированных в смеси Гаммалунда листовых пластинках. Анализировались листья трех основных типов структуры (Николаевский, 1972).

Названия видов растений приведены по С. К. Черепанову (1995) и «Конспекту флоры Сибири» (2005).

Результаты исследований

Ассимиляционная паренхима листа злаков представлена клетками обкладки и мезофилла. У фестукоидных злаков паренхимные клетки обкладки отличаются крупными размерами. Они вытянуты вдоль проводящего пучка: их длина на продольных срезах (36—99 мкм) значительно превышает ширину (13—24 мкм). На поперечных срезах они имеют округлую или чуть вытянутую форму. Паренхимная обкладка у C_4-растений эхинохлоидного и хлоридоидного типов листа представлена так называемыми кранц-клетками. Они достаточно крупные, более многочисленные, их длина (14—37 мкм) меньше, чем у фестукоидных злаков, и часто сравнима с шириной (10—31 мкм).

Среди клеток мезофилла у рассматриваемых видов злаков можно выделить клетки вытянутой или округлой формы без выраженных выростов или складок (простые клетки) и клетки сложной формы, отличающиеся разветвленностью оболочек (сложные клетки). Среди сложных клеток наиболее часто встречаются так называемые ячеистые клетки. Они имеют удлиненную форму и состоят из соединенных узкими мостиками секций, напоминающих палисадные клетки. Ячеистые клетки могут различаться по размерам и степени выраженности эллипсоидных звеньев. Так, при работе с мацерированными препаратами листьев пшеницы разной плоидности были выделены простые, сложные мелкоячеистые и сложные крупноячеистые клетки (Храмцова и др., 2003).

У ряда видов злаков во внутренних слоях мезофилла также присутствуют более разнообразные по форме клетки, с многочисленными выростами округлых или овальных очертаний. В зависимости от степени выраженности выростов такие клетки можно подразделить на лопастные (ширина выростов превышает длину) и дольчатые (длина выростов значительно больше ширины).

Учитывая, что основная часть мезофилла представлена простыми и сложными ячеистыми клетками, при определении типов его строения у злаков опирались на особенности их расположения относительно продольной и поперечной плоскостей листа. При выделении типов мезофилла злаков использовались методические подходы, предложенные для характеристики анатомического строения листьев двудольных растений (Василевская, Бутник, 1981; Шийрэвдамба, 1990).

Хлоренхима листьев *Achnatherum splendens*, *Helictotrichon pubescens*, *Festuca pratensis*, *F. pseudovina*, *F. pseudosulcata*, *F. valesiaca*, *Koeleria cristata*, *Phleum phleoides*, *Poa angustifolia*, *P. attenuata*, *Puccinellia hauptiana* и *P. macranthera* состоит в подавляющем большинстве из простых клеток, ячеистые клетки встречаются очень редко.

Мезофилл *Achnatherum splendens* представлен преимущественно удлиненными плотноупакованными клетками, ориентированными перпендикулярно поверхностям листа, что во многом соответствует *изопалисадному строению* листовых пластинок двудольных растений. В центре листа клетки мезофилла более округлые и расположены реже. К моторным клеткам они примыкают своей вытянутой стороной, что напоминает *плотное вентро-дорсальное строение*. Ввиду сильной ребристости листа столбчатые клетки у адаксиальной эпидермы расположены почти параллельно нижней листовой поверхности.

В хлоренхиме *Helictotrichon pubescens* четко выделяются палисадные, обращенные к абаксиальной эпидерме, и губчатые, расположенные более рыхло в глубине листа клетки, у адаксиальной эпидермы листьев столбчатые клетки имеются, но они более угловатые или округлые и расположены реже. Клетки мезофилла *Puccinellia hauptiana* и *P. macranthera* плотно упакованы, у абаксиальной эпидермы они более удлиненные, а в центре и у адаксиальной эпидермы — чаще изодиаметрические. У *Festuca valesiaca*, *F. pratensis*, *F. pseudovina*, *F. pseudosulcata*, *Koeleria cristata*, *Phleum phleoides* и *Poa angustifolia* вытянутые клетки хлоренхимы одним или несколькими слоями обращены к верхней и нижней сторонам листа, в центре которого имеются более крупные и округлые клетки с разной степенью выраженности сети межклетников. Подобное расположение мезофилла у рассматриваемых видов напоминает изолатерально-палисадное строение листьев двудольных растений. Вместе с тем под моторными клетками очень часто клетки мезофилла вытянуты и ориентированы параллельно листовой поверхности, что позволяет рассматривать строение в этой части листа как аналог вентро-дорсального у двудольных видов. Таким образом, в этом случае в структуре мезофилла наблюдается чередование в разных частях листа элементов *изолатерально-палисадного* и *вентро-дорсального типов строения*.

В мезофилле листовых пластинок большинства изученных видов фестукоидных злаков, а также у всех изученных C_4-видов растений с эхинохлоидной и хлоридоидной структурами листа имеются более или менее выраженные ячеистые клетки. Их проекции весьма разнообразны (рис. 1). Число ячеек в сложных клетках изменяется от 2 до 9, при этом с увеличением числа секций в клетке размеры ячеек нередко уменьшаются. Среди дикорастущих злаков ячеистые клетки чаще встречаются и более разнообразны по форме в листьях *Agropyron cristatum*, *Bromopsis inermis*, *Elymus sibiricus*, *Leymus chinensis*, а также у представителей родов *Hordeum* и *Calamagrostis*. Весьма немногочисленны сложные клетки в мезофилле листьев *Alopecurus aequalis*, *Dactylis glomerata*, *Deschampsia cespitosa*, *Hierochloë odorata* и *Tri-*

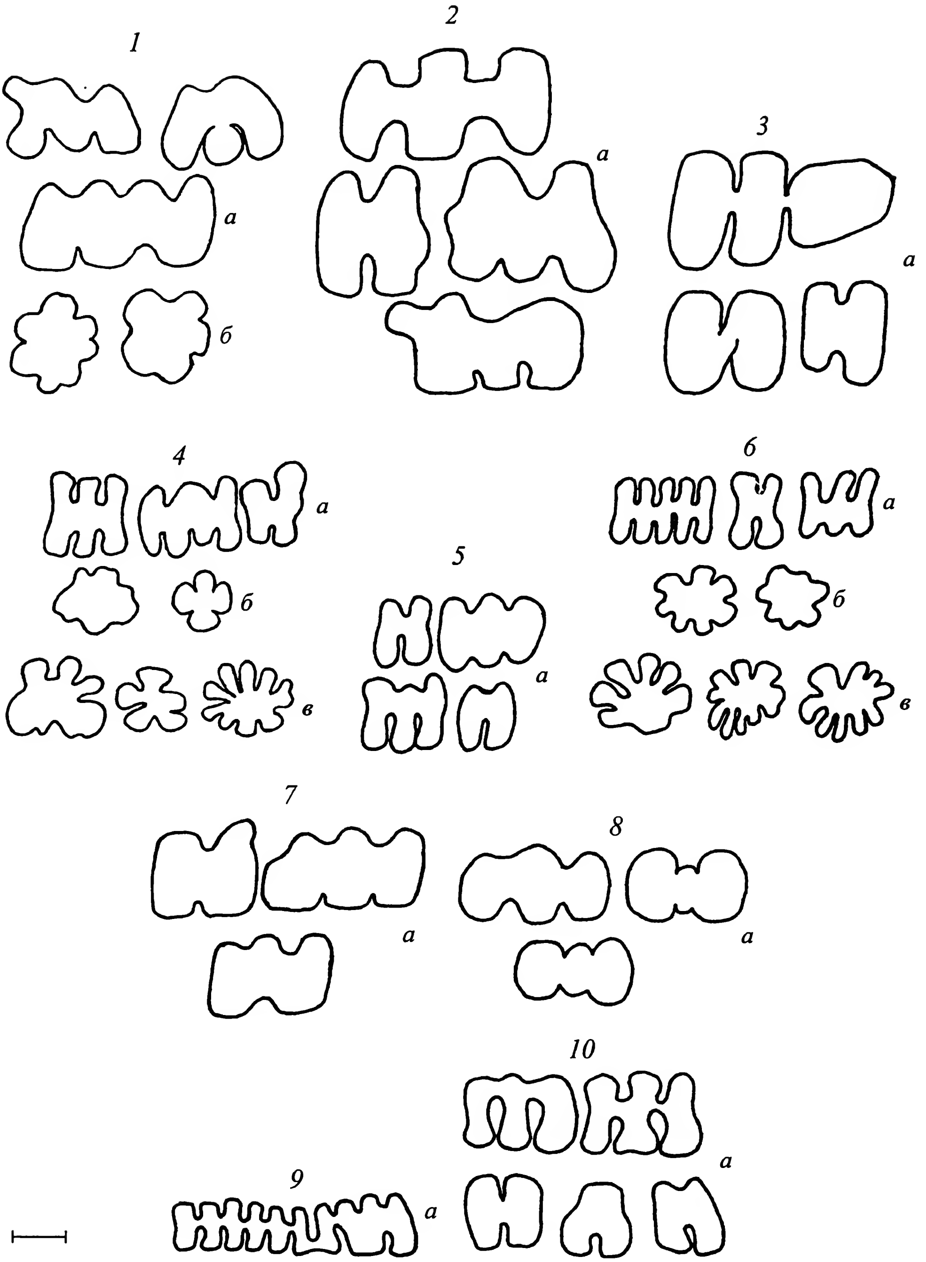


Рис. 1. Проекции сложных клеток мезофилла на срезах листовых пластинок злаков.

1 — Hordeum brevisubulatum, 2 — Bromopsis inermis, 3 — Deschampsia cespitosa, 4 — Phragmites australis, 5 — Calamagrostis epigeios, 6 — C. salina, 7 — Beckmannia syzigachne, 8 — Melica nutans, 9 — Pennisetum americanum, 10 — Echinochloa crusgalli. а — ячеистые, *б* — лопастные, *в* — дольчатые. Масштабная линейка — 17 мкм.

setum sibiricum. Очень разнообразны по форме и числу секций ячеистые клетки у культурных злаков, особенно у пшеницы и ячменя. Наряду с ячеистыми у некоторых видов, например у *Agropyron cristatum*, *Beckmannia syzigachne*, *Calamagrostis salina* и *Phragmites australis*, в мезофилле присутствуют сложные лопастные и дольчатые клетки.

Ранее на примере культурных злаков было показано, что ячеистые клетки расположены вдоль основной оси листа, и поэтому на поперечных срезах выглядят как изодиаметрические или эллипсовидные (Chonan, 1965, 1970; Parker, Ford, 1982; Поздеев, 1999). У рассматриваемых нами фестукоидных злаков ячеистые клетки также расположены преимущественно рядами вдоль листовой пластинки, но с ориентацией продольной оси ячеек от перпендикулярной до параллельной к поверхности листа. При этом у абаксиальной, а в ряде случаев и у адаксиальной, эпидермы сложные клетки ориентированы вдоль боковой поверхности преимущественно перпендикулярно к сторонам листа. У абаксиальной эпидермы ячейки обычно более вытянуты и напоминают палисадные клетки. Нередко наблюдается чередование ячеистых и простых клеток в ряду. С направлением в глубь листа, а у некоторых видов вплоть до адаксиальной эпидермы, ячеистые клетки в основном развернуты своими секциями параллельно листовой поверхности и перпендикулярно осям проводящих пучков.

По особенностям пространственного расположения ячеистых клеток хлоренхимы относительно поперечной и продольных плоскостей листа среди **фестукоидных злаков** можно выделить следующие структурные типы мезофилла.

1. *Ячеисто-изопалисадный тип мезофилла* — состоит из нескольких слоев достаточно однородных, плотно сомкнутых ячеистых клеток, расположенных перпендикулярно поверхностям листа. Этот тип мезофилла наиболее выражен у гелиофитов засушливых местообитаний: *Helictotrichon desertorum*, *Psathyrostachys juncea*, а также у представителей рода *Stipa* (рис. 2). Следует иметь в виду, что у них часть таких клеток хлоренхимы ориентирована своими секциями параллельно нижней поверхности листа. Это — клетки, расположенные у проводящих пучков в глубине листа и у адаксиальной эпидермы при сильном развитии ребристости верхней листовой поверхности.

К этому типу мезофилла можно отнести также строение листовых пластинок *Phragmites australis* и *Calamagrostis salina*, у которых оно особенно заметно на продольных боковых срезах. Наличие сложных ячеистых, а также лопастных и дольчатых клеток свидетельствует о более сложной пространственной организации хлоренхимы листьев этих видов.

2. *Ячеисто-изолатерально-палисадный тип мезофилла* — характеризуется наличием по обеим сторонам листа одного, реже двух слоев ячеистых клеток, ориентированных своими секциями перпендикулярно эпидермам. Между ними имеются один или несколько рядов клеток с расположением ячеек параллельно продольной оси листа. Этот тип мезофилла с рыхлым расположением клеток наблюдается у культурных хлебных злаков: *Hordeum sativum*, *Secale cereale*, *Avena sativa* и *Triticum aestivum* (рис. 3). Более плотный мезофилл подобного типа характерен для *Elymus sibiricus*.

3. *Сочетание ячеисто-изолатерально-палисадного и ячеисто-вентро-дорсального типов мезофилла* в разных частях листа — в области проводящих пучков ячеистые клетки у эпидерм расположены перпендикулярно поверхностям, а в глубине листа развернуты секциями параллельно нижней поверхности; в области же моторных клеток палисадные клетки имеются только у абаксиальной эпидермы. Подобное строение более разнообразно и распространено в основном у злаков с лесной, лесо-

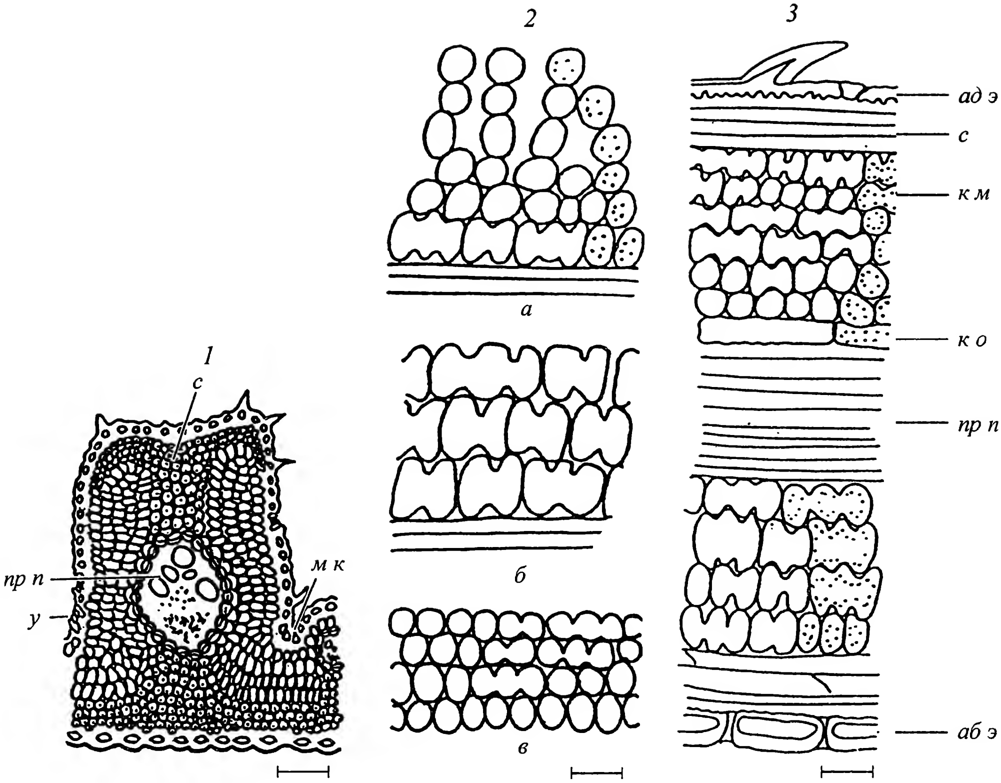


Рис. 2. Строение хлоренхимы листовых пластинок *Stipa zalesskii*.

1 — поперечный и *2* — парадермальный (срезы: *а* — у адаксиальной эпидермы, *б* — в центре листа, *в* — у абаксиальной эпидермы); *3* — продольный боковой срез через проводящий пучок. *аб э* — абаксиальная эпидерма, *ад э* — адаксиальная эпидерма, *к м* — клетки мезофилла, *к о* — клетки паренхимной обкладки, *м к* — моторные клетки, *пр п* — проводящий пучок, *с* — склеренхима, *у* — устьице. *1*—*8* — порядок расположения. Масштабные линейки, мкм: *1* — 53, *2* — 17, *3* — 24.

луговой и луговой фитоценотической приуроченностью. К этой группе можно отнести: *Bromopsis inermis*, *Dactylis glomerata*, *Deschampsia cespitosa, Elytrigia repens*, *Hordeum brevisubulatum*, *H. jubatum*, *Calamagrostis epigeios* (рис. 4).

Высота ячеистых клеток мезофилла злаков во многом зависит от их расположения в листе. Так, у абаксиальной эпидермы ячейки обычно крупнее и более четко выражены, чем у адаксиальной. При наличии нескольких рядов ячеистых клеток у нижней листовой поверхности секции первого слоя отличаются большей высотой (крупноячеистые клетки) по сравнению с ячейками последующих слоев (мелкоячеистые клетки), что отчетливо проявляется на продольных боковых срезах.

Нередко в глубине листа и у моторных клеток имеется один или несколько слоев ячеистых клеток, ориентированных параллельно абаксиальной эпидерме. Среди них более развито межклетное пространство и чаще встречаются слабоячеистые или простые губчатые клетки, что дает основание рассматривать их совокупность как аналог губчатой ткани у двудольных растений.

4. *Ячеисто-вентро-дорсальный тип мезофилла* — характеризуется в основном наличием одного ряда более или менее выраженных палисадных клеток с расположением ячеек перпендикулярно нижней поверхности листа, а последующие клеточные слои раскрываются своими секциями на парадермальных срезах. Часто с

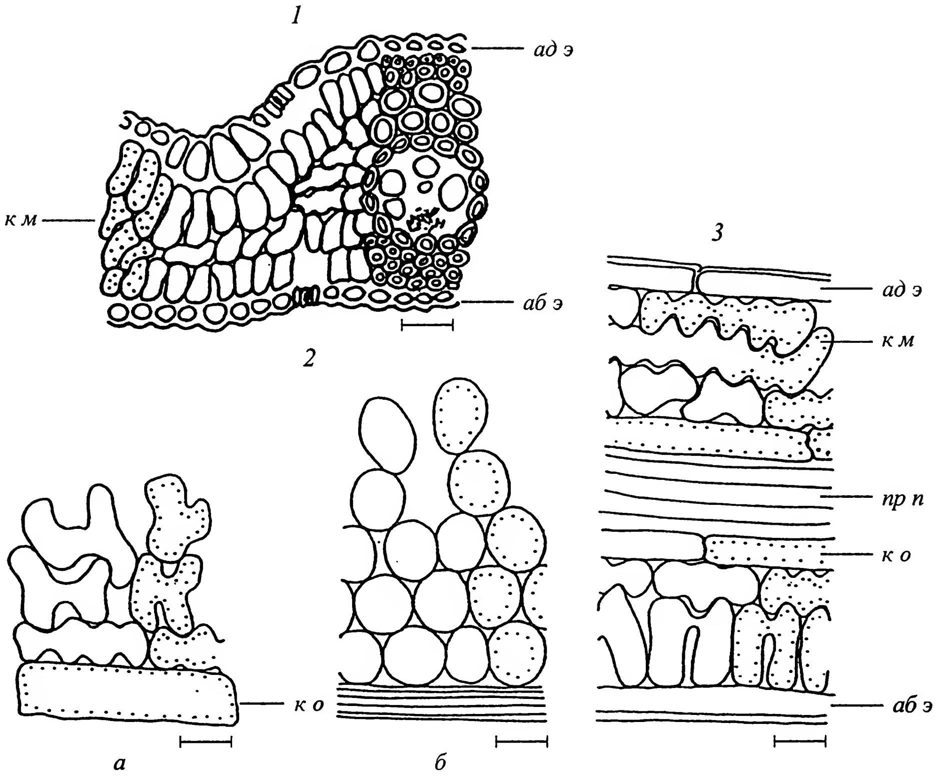


Рис. 3. Анатомическое строение хлоренхимы листовых пластинок *Triticum aestivum*.

1 — поперечный и *2* — парадермальный (*а* — в центре листа, *б* — у абаксиальной эпидермы) срезы; *3* — продольный боковой срез через проводящий пучок. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2. Масштабные линейки, мкм: *1* — 53; *2а*, *3* — 40; *2б* — 24.

увеличением доли сложных клеток, ориентированных параллельно абаксиальной эпидерме, в мезофилле наряду с типичными ячеистыми клетками возрастает участие слабоячеистых и простых губчатых клеток. Подобное строение мезофилла наблюдается у растений влажных и затененных местообитаний *Calamagrostis arundinacea* и *Agrostis gigantea* (рис. 5).

5. *Ячеисто-изолатерально-губчатый тип мезофилла* — отличается тем, что практически все слои ячеистых клеток хлоренхимы своей наибольшей поверхностью обращены к абаксиальной эпидерме. В листьях сильно развиты межклетники, на продольных боковых срезах у некоторых видов можно наблюдать образование ветвистых сетей из хлоренхимных клеток, расположенных от абаксиальной эпидермы к адаксиальной. Клетки мезофилла преимущественно крупные, на поперечных срезах у абаксиальной эпидермы они обычно округлые или овальные, в глубине листа в основном более удлиненные. Этот тип мезофилла наблюдался у злаков увлажненных лесов, сырых лугов и болот: *Agrostis tenuis*, *A. stolonifera*, *Alopecurus aequalis*, *Beckmannia syzigachne*, *Hierochloë odorata*, *Melica nutans*, *Trisetum sibiricum*, *Festuca gigantea*.

Хлоренхима листьев *Alopecurus aequalis*, *Hierochloë odorata*, *Trisetum sibiricum* представлена крупными клетками, лишь небольшая часть из них — сложные, отличающиеся слабой извилистостью стенок. При этом у *H. odorata* основная часть сложных слабоячеистых клеток расположена в середине листа (рис. 6). У *T. sibi-*

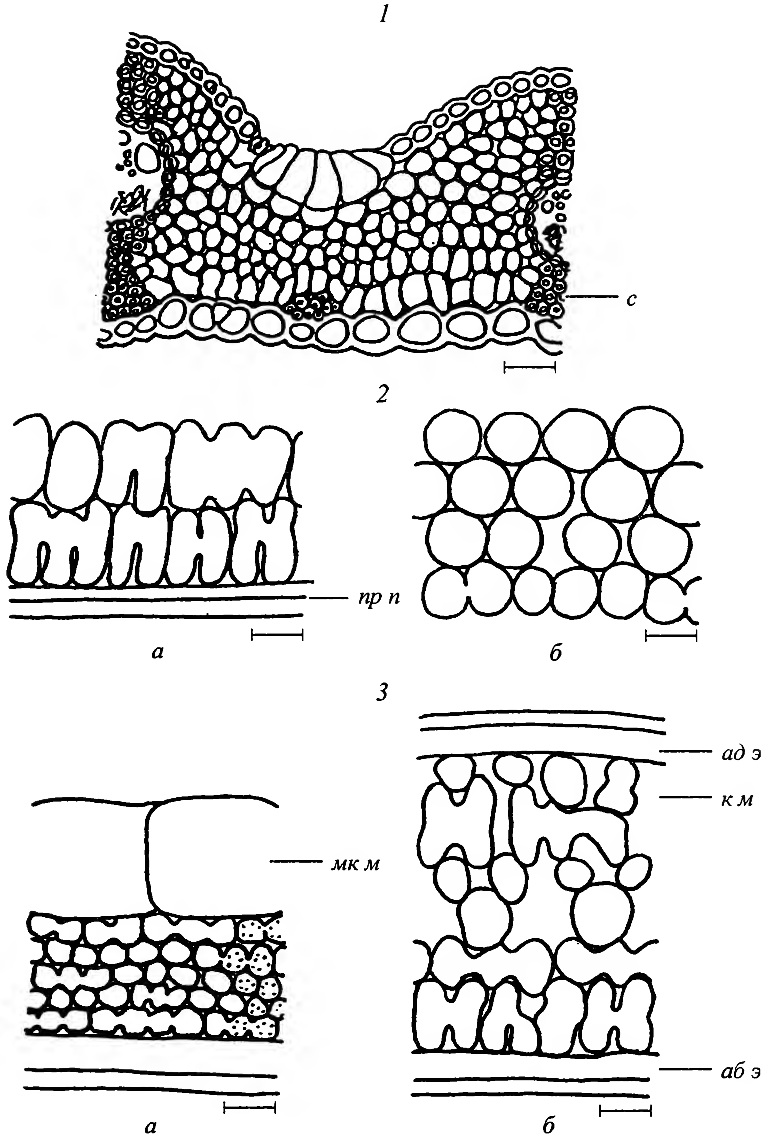


Рис. 4. Строение мезофилла листовых пластинок *Calamagrostis epigeios*.

1 — поперечный и *2* — парадермальный (*а* — в центре листа, *б* — у абаксиальной эпидермы) срезы; *3* — продольный боковой срез между проводящими пучками (*а* — в области моторных клеток, *б* — примерно в середине между моторными клетками и проводящим пучком). Остальные обозначения те же, что и на рис. 2 и 3. Масштабные линейки, мкм: *1* — 34; *2а*, *3а*, *3б* — 26; *2б* — 17.

ricum более выражены и однообразны ячеистые клетки у абаксиальной эпидермы, у адаксиальной они расположены более рыхло, некоторые из них больше напоминают губчатые клетки. Более разнообразны и многочисленны ячеистые клетки в мезофилле листьев *Agrostis tenuis*, *A. stolonifera*, *Beckmannia syzigachne*, *Melica nutans* и *Festuca gigantea*.

На поперечных срезах листовых пластинок эхинохлоидных и хлоридоидных C_4-злаков удлиненные клетки мезофилла расположены в один ряд вокруг проводящих

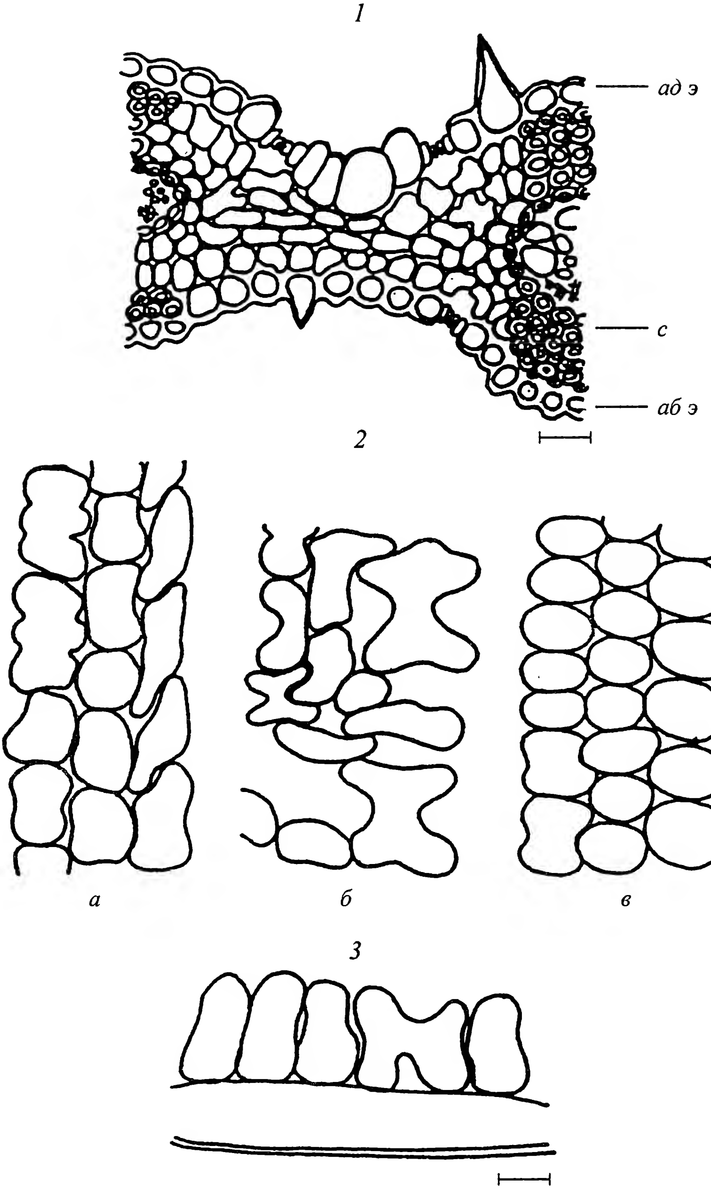


Рис. 5. Строение хлоренхимы листовых пластинок *Agrostis gigantea*.

1 — поперечный и *2* — парадермальный (*а* — у адаксиальной эпидермы, *б* — в центре листа, *в* — у абаксиальной эпидермы) срезы; *3* — первый ряд клеток у абаксиальной эпидермы на продольной боковом срезе. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2—4. Масштабные линейки, мкм: *1* — 40; *2*, *3* — 26.

пучков. Хлоренхимные клетки представлены в основном хорошо выраженными ячеистыми клетками с разным числом секций. По сравнению с C_3-злаками они четче упорядочены в связи с более строгим расположением ячеек своей продольной осью перпендикулярно к проводящим пучкам. Соответственно наблюдается постепенное изменение ориентации ячеистых клеток относительно поверхности листа от перпендикулярной у эпидерм до параллельной в центре. Среди **эхинохлоидных и хлоридоидных злаков** выделено 2 типа мезофилла.

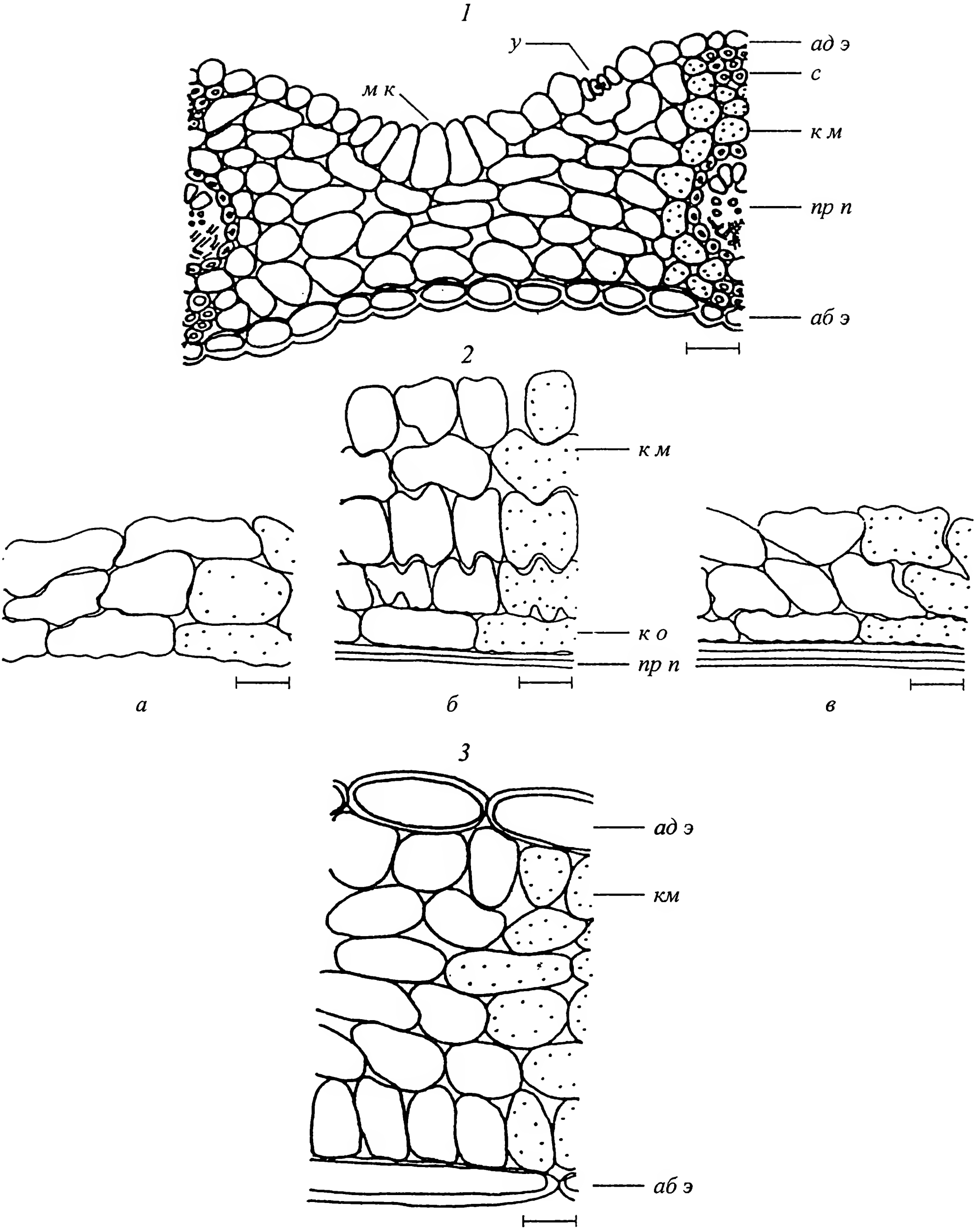


Рис. 6. Расположение клеток хлоренхимы в листовых пластинках *Hierochloë odorata*.

1 — поперечный и *2* — парадермальный (*а* — у адаксиальной эпидермы, *б* — в центре листа, *в* — у абаксиальной эпидермы) срезы; *3* — продольный боковой срез у проводящего пучка. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2—5. Масштабные линейки, мкм: *1*, *3* — 34; *2* — 24.

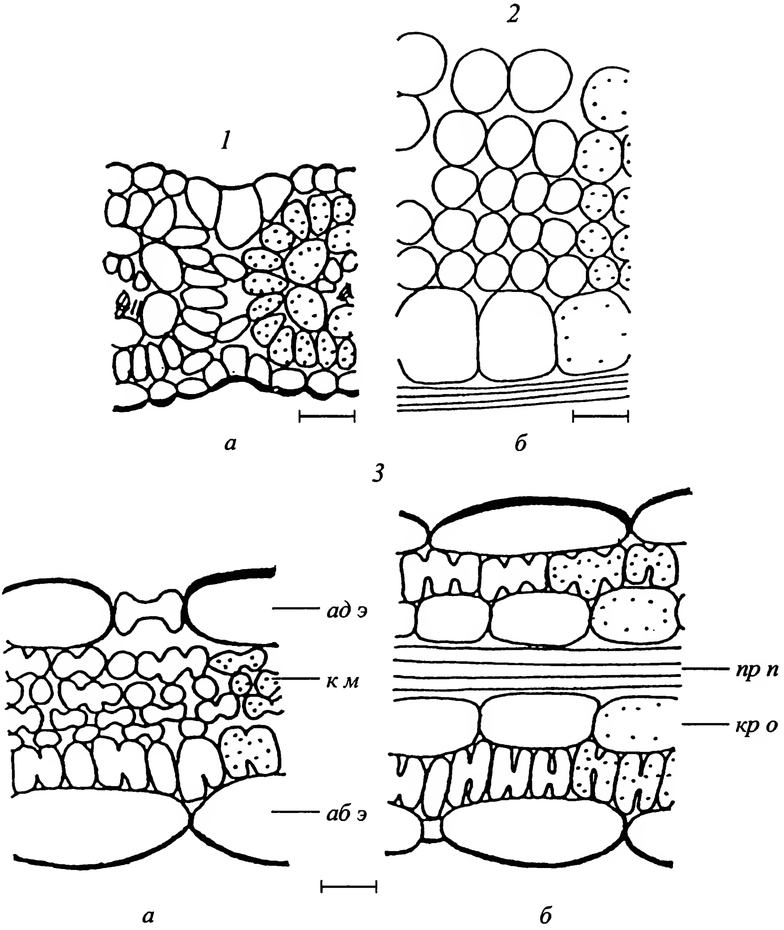


Рис. 7. Строение хлоренхимы листовых пластинок *Sorghum sudanense*.

1 — поперечный и *2* — парадермальный (у абаксиальной эпидермы) срезы; *3* — продольный боковой срез (*а* — между проводящими пучками, *б* — через проводящий пучок). *кр о* — клетки кранц-обкладки. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2—6. Масштабные линейки, мкм: *1* — 53, *2* — 24, *3* — 34.

1. *Ячеисто-венцовое строение мезофилла* — наблюдалось у *Echinochloa crus-galli*, *Panicum miliaceum*, *Setaria viridis*, а также у *Pennisetum americanum*, *Zea mays* и *Sorghum sudanense* (рис. 7), у которых основная часть клеток хлоренхимы расположена вокруг проводящих пучков, тогда как между проводящими пучками их очень мало или они вовсе отсутствуют.

2. Сочетание *ячеисто-венцового* и *ячеисто-плотноизолатерально-губчатого типов мезофилла* в разных частях листа — наблюдалось у степного ксерофита *Cleistogenes squarrosa* (рис. 8). Кроме венцового расположения ячеистых клеток в мезофилле между проводящими пучками имеется несколько слоев подобных клеток, но ориентированных своими секциями параллельно нижней поверхности листа. Эти клетки, находящиеся под хорошо развитыми крупными моторными клетками, плотно сомкнуты, отличаются очень маленькими размерами и сложной формой. Так как своей наибольшей площадью сечения ячеистые клетки развернуты параллельно нижней стороне листа, то совокупность можно рассматривать как аналог плотно упакованной губчатой ткани.

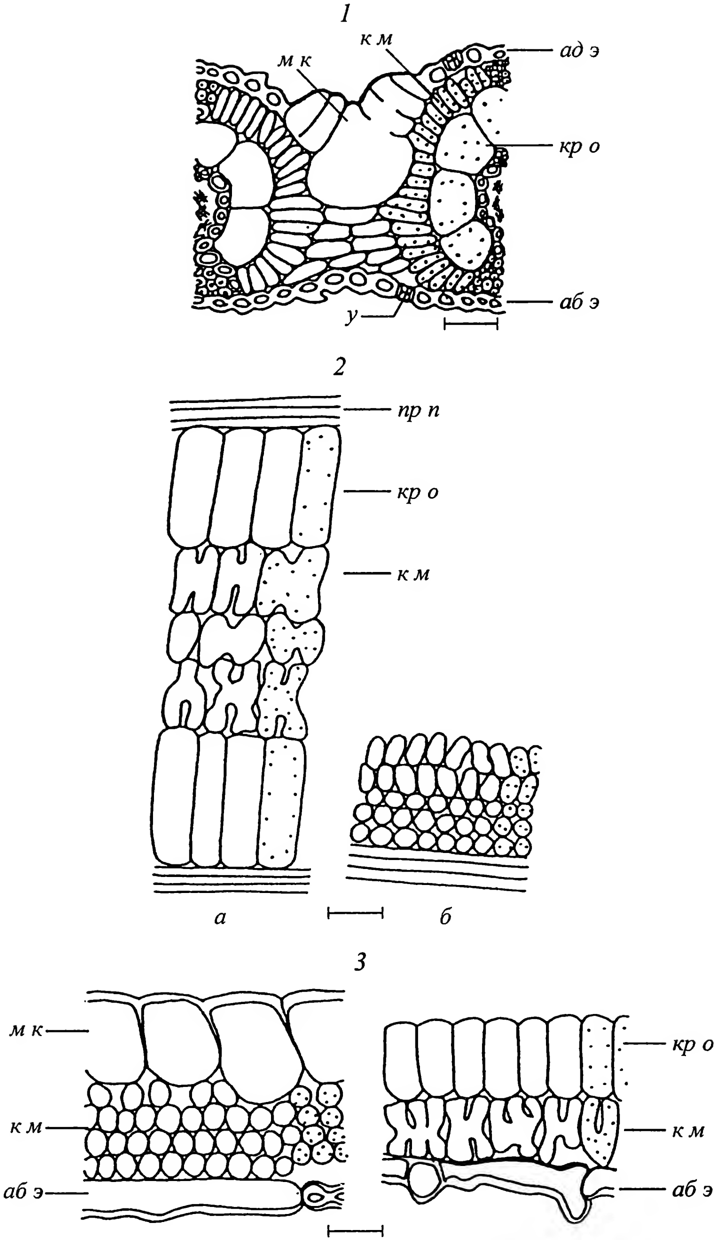


Рис. 8. Строение мезофилла листовых пластинок *Cleistogenes squarrosa*.

1 — поперечный и *2* — парадермальный (*а* — в центре листа между проводящими пучками, *б* — у абаксиальной эпидермы около проводящего пучка) срезы; *3* — продольный боковой срез (*а* — в области моторных клеток, *б* — часть среза у проводящего пучка у абаксиальной эпидермы). Остальные обозначения те же, что и на рис. 2—7. Масштабные линейки, мкм: *1* — 40; *2*, *3* — 24.

Заключение

Изучение клеточной организации ассимиляционных тканей выявило сложное строение мезофилла листовых пластинок у представителей сем. *Poaceae*. У большинства изученных видов в хлоренхиме имеются клетки сложной формы (ячеистые клетки). Вместе с тем у многих видов злаков они единичны или вовсе отсутствуют.

У злаков с ячеистыми клетками в мезофилле прослеживается наличие рядов сложных клеток, по-разному ориентированных продольной осью ячеек по отношению к поверхности листа: от перпендикулярной до параллельной, что во многом зависит от видовых особенностей растений. Более четкое расположение ячеистых клеток у C_4-злаков связано с ориентацией ячеек перпендикулярно кранц-обкладке и проводящим пучкам, но в целом принципиальных различий в пространственной организации клеток мезофилла у C_3- и C_4-злаков не наблюдается.

В строении мезофилла листовых пластинок злаков, состоящих как из простых, так и сложных клеток, можно различить элементы сходства с типами структур, характерными для двудольных растений, что, вероятно, является отражением общих принципов построения хлоренхимы листа как оптимальной оптической системы в определенных условиях местообитаний. В связи с этим при выделении типов мезофилла листовых пластинок злаков оказалось возможным использование основных подходов, разработанных для описания типов анатомического строения листьев двудольных растений. В то же время для листовых пластинок злаков часто характерно лишь приближение к тому или иному типу мезофилла, а также проявление разных типов мезофилла в разных частях листа, что возможно, связано с ребристостью адаксиальной эпидермы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Березина О. В., Корчагин Ю. Ю. К методике оценки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* (*Poaceae*) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 4. С. 535—541.

Бурундукова О. Л., Журавлев Ю. Н., Солопов Н. В., Пьянков В. И. Методика расчета объема и площади поверхности клеток мезофилла риса // Физиол. раст. 2003. Т. 50. № 1. С. 144—150.

Василевская В. К., Бутник А. А. Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 7. С. 992—1001.

Васильев А. В., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Серебрякова Т. И. Ботаника. Анатомия и морфология растений. М., 1978. 480 с.

Венжик Ю. В., Николаевская Т. С. Структурные особенности мезофилла листа *Festuca pratensis* (*Poaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 10. С. 52—55.

Жуковский П. М. Ботаника. М., 1964. 668 с.

Зверева Г. К. Биологические особенности и повторное отрастание растений степей Центральной Тувы: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1998. 32 с.

Иванова Л. А., Пьянков В. И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиол. раст. 2002. Т. 49. № 3. С. 467—480.

Имс А. Д., Мак-Даниэльс. Введение в анатомию растений. М.; Л., 1935. 331 с.

Конспект флоры Сибири. Сосудистые растения. Новосибирск, 2005. 362 с.

Николаевский В. Г. Сравнительное исследование ксероморфных и мезоморфных признаков в строении листа злаков // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 10. С. 1442—1449.

Николаевский В. Г. О типах структуры листа у злаков // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 3. С. 313—321.

Поздеев А. И. Мезоструктура и фотосинтетическая активность листьев яровой мягкой пшеницы в связи с внешними условиями в период их формирования и засухоустойчивостью сортов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999. 24 с.

Храмцова Е. В., Киселева И. С., Любомудрова Е. А., Малкова Н. В. Оптимизация структуры мезофилла листа аллоплоидных и диплоидных видов пшеницы // Физиол. раст. 2003. Т. 50. № 1. С. 24—33.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шийрэвдамба Ц. Анатомическая характеристика растений основных природных зон и поясов Монгольской Народной Республики: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1990. 19 с.

Эзау К. Анатомия семенных растений. М., 1980. Кн. 2. 558 с.

Brown W. V. Leaf anatomy in grass systematics // Bot. Gaz. 1958. Vol. 119. N 3. P. 170—178.

Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. 1. The mesophyll structure of wheat leaves inserted at different level of shoot // Tohoku J. Agric. Res. 1965. Vol. 16. N 1. P. 1—12.

Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. 5. Comparison of the mesophyll structure among seedling leaves of cereal crops // Proc. Crop. Sci. Japan. 1970. Vol. 39. P. 418—425.

Haberlandt G. Physiological plant anatomy. London, 1928. 777 p.

Metcalfe C. R. Anatomy of the monocotyledons. I. *Gramineae*. Oxford, 1960. 731 p.

Parker M. L., Ford M. A. The structure of the mesophyll of flag leaves in three *Triticum* species // Ann. Bot. 1982. Vol. 49. N 2. P. 165—176.

Possingham J. V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta. 1969. Vol. 86. N 2. P. 186—194.

Renvoize S. A. A survey of leaf-blade anatomy in grasses. V. The bamboos allies // Kew Bull. 1985. Vol. 40. N 3. P. 509—535.

Tuan H. C. Studies on the leaf cells of wheat. I. Morphology of the mesophyll cells // Acta Bot. Sin. 1962. Vol. 10. N 4. P. 291—297.

SUMMARY

The anatomical structure of the assimilatory tissue was investigated in the leaf blades of 50 species of the *Poaceae* family occurring in different natural and climate conditions. The most of the investigated species have complex cellulate cells, but quite many grasses have unique or none ones. The arrangement features of the simple and complex chlorenchyma cells in the grass leaves with different structure types are found out. The absence of principal differences in spatial topology of chlorenchyma cells in grasses with C_3 and C_4 pathways is shown. Some types of the leaf blade mesophyll of grasses are allocated and characterized.

УДК 581.8 : 582.572.2 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 7

© Н. В. Ходорова, Н. К. Котеева, Е. А. Мирославов

ИЗМЕНЕНИЯ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ КЛЕТОК ФЛОЭМНОЙ ПАРЕНХИМЫ КЛУБНЯ *CORYDALIS BRACTEATA* (*FUMARIACEAE*) В ОТКРЫТОМ И ЗАКРЫТОМ ГРУНТЕ

N. V. KHODOROVA, N. K. KOTEYEVA, E. A. MIROSLAVOV.
ULTRASTRUCTURAL CHANGES OF TUBER PHLOEM PARENCHYMA CELLS
OF *CORYDALIS BRACTEATA* (*FUMARIACEAE*) GROWING OUTDOORS AND INDOORS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: nadia.khodorova@gmail.com
Поступила 27.12.2006

Проведено сравнительное изучение ультраструктуры клеток флоэмной паренхимы клубня в годичном цикле у весеннего эфемероида *Corydalis bracteata*, зимующего в открытом и закрытом грунте. В осенне-зимний период происходят снижение уровня вакуолизации клетки, увеличение числа митохондрий и конформационные изменения эндоплазматического ретикулума. Эти перестройки ультраструктуры рассматриваются как адаптивные к низким температурам. Под воздействием низких температур в клетке также происходят изменения субмикроскопического строения, не имеющие выраженного приспособительного значения: например, деление пластид, а также изменение их формы в зависимости от интенсивности роста растения. Выявленные сезонные перестройки ультраструктуры обсуждаются в связи с особенностями роста и развития *C. bracteata* в годичном цикле.

Ключевые слова: *Corydalis bracteata*, эфемероиды, клубень, ультраструктура, морфометрия.

Растения умеренных широт северного полушария ежегодно подвергаются действию низких температур, что сопровождается существенными изменениями их метаболизма и повышением морозоустойчивости. Морозостойкость заметно возрастает осенью, достигает пика в середине января, постепенно снижается в марте—апреле и минимальна летом (Levitt, 1980). Изучение механизмов, позволяющих растениям переносить неблагоприятные холодные периоды, проводится на биохимическом, ультраструктурном и молекулярном уровнях.

Ультраструктурные изменения, происходящие в клетках во время холодового закаливания, широко изучены на примере различных тканей древесных растений: камбия (Farrar, Evert, 1997 и др.), перидермы (Наумова, Мирославов, 1986), коровой, флоэмной и древесинной паренхимы (Pomeroy, Siminovitch, 1971; Niki, Sakai, 1981; Wisniewski, Ashworth, 1985; Fujikawa et al., 1997), мезофилла хвои вечнозеленых голосеменных (Котеева, 2002; Мирославов, Котеева, 2002, и др.).

Работ, характеризующих сезонные изменения ультраструктуры клеток, происходящие в различных органах многолетних травянистых растений, в частности весенних эфемероидов, все еще не достаточно (Мирославов и др., 2000, 2005; Мирославов, Бармичева, 2005). Основное внимание уделялось строению пластид и эндоплазматического ретикулума (ЭР).

Многие сезонные перестройки ультраструктуры клеток, такие как снижение вакуолизации, увеличение численности органелл, конформационные изменения ЭР, рассматриваются как приспособительные к низким температурам. В то же время значение некоторых изменений субмикроскопического строения клетки, появляющихся при охлаждении (например, деление пластид в зимнее время), пока остается без объяснения (Sagisaka, 1992; Мирославов, Котеева, 2002). Известно также, что низкие температуры инициируют прохождение определенных фаз развития весенних эфемероидов умеренных широт. Температурные условия хранения луковиц и клубней являются фактором, влияющим на дальнейшее развитие их репродуктивной сферы. Окончательное формирование генеративных органов этих растений протекает в осенне-зимние месяцы и идет нормально только при условии охлаждения. При устранении воздействия пониженных температур цветки и вегетативные органы абортируются или формируются крайне замедленными темпами (Горышина, 1968; Скрипчинский и др., 1968). К настоящему моменту изучены некоторые параметры метаболизма луковичных эфемероидов, хранящихся при разных температурных условиях: содержание углеводов и сахаров (Lambrechts et al., 1994), эндогенных гормонов (Aung, De Hertogh, 1979; Rebers et al., 1995), активность α-амилазы (Gorin, Heidema, 1985; Lambrechts et al., 1994) и водный статус луковиц (Van Kilsdonk et al., 2000; Van der Toorn et al., 2000), но до сих пор нет исчерпывающего объяснения необходимости пониженных температур хранения для дальнейшего развития растений.

Род *Corydalis* DC. характеризуется чрезвычайно разнообразной структурой подземных органов, среди которых выделяется две основные группы — клубневые и неклубневые виды. Вид *Corydalis bracteata* относится к секции *Corydalis*, в состав которой входят симподиально нарастающие многолетние травы с ежегодно замещающимся изнутри подземным клубнем корневого происхождения. Развитие клубня у представителей этой секции изучалось в связи с вопросами систематики хохлаток и их вегетативного возобновления (Ryberg, 1959; Безделева, 1976). Многолетний клубень образован тканями вторичного происхождения. Центральный цилиндр включает в себя несколько сосудов и древесинную паренхиму, а основной объем клубня занимает сильно паренхиматизированная флоэма. Камбиальное кольцо в клубне бывает деятельно только в течение одного вегетационного периода, а на следующий год способность к делению сохраняет лишь небольшой участок камбия под почкой. В июле эти клетки формируют цилиндр камбиальных клеток, дающих дериваты по всему периметру. Поскольку новое камбиальное кольцо закладывается под боковой почкой, оно занимает боковое положение по отношению к кольцу предыдущего года, и ткани клубня прошлого года не включаются в состав вновь формирующегося. Годичный цикл одного клубня можно рассматривать от момента формирования камбиального кольца (сентябрь) до закладки клубня следующего года (август).

Целью данной работы является изучение динамики ультраструктуры клеток флоэмой паренхимы клубня *Corydalis bracteata* в годичном цикле и влияния зимних температур на развитие ультраструктуры клеток клубня.

Материал и методика

Материалом для проведения данного исследования послужили растения хохлатки прицветниковой *Corydalis bracteata* (Steph.) Pers., произрастающие на территории парка Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Фиксации проводили ежемесячно, в течение 2004—2006 гг. — от момента формирования камбиального кольца (сентябрь) до закладки клубня следующего года (август). В январе—марте почва промерзала, поэтому перед фиксацией ком земли с клубнями оттаивал в течение 24 ч при температуре +2—5 °С. Для сравнительного изучения развития структур клубня в различных температурных условиях часть растений в начале сентября была перенесена в оранжерею, где они находились при температуре +18 ± 2 °С. Фиксации растений из оранжереи проводились ежемесячно, с ноября по март включительно. Анализировали клетки флоэмной паренхимы клубня (5—8 слоев, прилегающих к камбию).

Кусочки ткани фиксировали в смеси 2.5%-го параформальдегида (Serva, Германия) и 2%-го глутаральдегида (Serva, Германия) на 0.1 М фосфатном буфере (pH = 7.4). Затем промывали в этом же буфере в течение 1 ч и повторно фиксировали в 2%-м OsO_4 на том же буфере в течение 12 ч при температуре +4 °С. После осмиевой фиксации образцы обезвоживали в серии спиртов, затем в абсолютном ацетоне и заливали в смесь эпоксидных смол аралдит М-эпон (Fluka, Швейцария). Срезы изготавливали на ультратоме Ultracut E (Reichert). Ультратонкие срезы окрашивали 3.5%-м уранилацетатом на ацетатном буфере и цитратом свинца, просматривали и фотографировали на электронных микроскопах Tesla BS600 и Hitachi-H600.

Морфометрическая обработка данных проводилась на переведенных в цифровую форму микрофотографиях. Площади клеток, вакуолей, крахмальных зерен и основных органелл (10—15 снимков) определялись с помощью программы Image Tool (UTHSCSA, USA). Парциальные объемы вакуолей и крахмальных зерен рассчитывались путем деления площади компонента на общую площадь клетки или пластиды. Площадь поверхности мембран ЭР в 1 мкм^3 цитоплазмы (поверхностная плотность) определяли с помощью тестовой сетки в виде параллельных линий делением удвоенного числа пересечений с ними на суммарную длину линий (в микрометрах) на срезе цитоплазмы (Steer, 1981); при этом элементы ЭР, образующие контакты с пластидами, не включались в анализ. Достоверность различий оценивали по *t*-критерию Стьюдента для 95%-го уровня значимости. В табл. 1 и 2 приведены средние значения и их среднеквадратические ошибки.

ТАБЛИЦА 1

Количественные характеристики клеток флоэмной паренхимы клубня *Corydalis bracteata* в годичном цикле (открытый грунт)

Месяцы	S клетки, мкм^2	Парциальный объем вакуоли, %	Парциальный объем крахмального зерна, %	Число основных органелл на 100 мкм^2 площади среза клетки		
				амилопласты	лейкопласты	митохондрии
Сентябрь	215.83 ± 10.16	58.73 ± 0.91	73.66 ± 4.28	1.49 ± 0.34	1.80 ± 0.56	2.68 ± 0.42
Октябрь	320.48 ± 19.40	51.55 ± 1.07	53.59 ± 5.85	1.39 ± 0.20	1.50 ± 0.25	2.18 ± 0.26
Ноябрь	339.87 ± 15.72	39.16 ± 3.60	45.97 ± 4.11	1.17 ± 0.12	2.13 ± 0.14	2.59 ± 0.35
Декабрь	359.75 ± 18.85	29.43 ± 3.55	41.54 ± 4.07	0.84 ± 0.16	3.07 ± 0.52	3.14 ± 0.64
Январь	364.18 ± 17.64	15.03 ± 2.05	90.81 ± 1.98	1.71 ± 0.43	1.66 ± 0.23	3.68 ± 0.97
Февраль	387.58 ± 14.52	45.92 ± 3.13	71.37 ± 4.63	1.64 ± 0.37	1.25 ± 0.35	3.95 ± 0.33
Март	392.98 ± 3.51	43.86 ± 1.29	55.82 ± 3.16	2.04 ± 0.22	1.16 ± 0.23	3.46 ± 0.21
Апрель						
начало	398.12 ± 4.89	48.97 ± 5.05	43.31 ± 2.86	1.63 ± 0.42	1.24 ± 0.25	3.95 ± 0.91
конец	401.56 ± 8.62	54.67 ± 3.28	94.92 ± 0.93	2.36 ± 0.78	1.48 ± 0.36	3.32 ± 0.34
Май	460.00 ± 15.67	61.72 ± 1.17	94.06 ± 0.82	2.57 ± 0.60	2.45 ± 0.50	1.42 ± 0.33
Июнь	542.13 ± 28.06	83.04 ± 1.19	88.32 ± 3.50	1.26 ± 0.36	0.78 ± 0.26	1.53 ± 1.27
Июль	566.64 ± 40.05	87.61 ± 1.42	94.72 ± 1.08	1.66 ± 0.19	0.67 ± 0.12	1.52 ± 0.38
Август	611.22 ± 33.00	80.12 ± 5.30	75.88 ± 6.64	1.34 ± 0.22	0.49 ± 0.12	1.43 ± 0.22

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Месяцы	S-органеллы на поперечном срезе, мкм^2		S-поверхности лейкопласта, мкм^2			Плотность поверхности мембран ЭР, мкм^2/мкм^3
	амилопласты	митохондрии	округлый	чашевидный	рулет	
Сентябрь	5.41 ± 0.78	0.28 ± 0.02	0.43 ± 0.04	1.21 ± 0.22	Нет	0.40 ± 0.05
Октябрь	3.19 ± 0.21	0.39 ± 0.04	0.63 ± 0.07	3.73 ± 1.70	»	0.40 ± 0.09
Ноябрь	3.24 ± 0.46	0.28 ± 0.03	0.87 ± 0.16	1.72 ± 0.07	4.22 ± 0.91	0.83 ± 0.17
Декабрь	3.73 ± 0.75	0.38 ± 0.02	0.59 ± 0.03	3.06 ± 0.40	Нет	1.09 ± 0.50
Январь	21.07 ± 0.40	0.46 ± 0.04	0.70 ± 0.13	2.28 ± 0.54	»	0.44 ± 0.10
Февраль	7.57 ± 0.10	0.40 ± 0.03	0.90 ± 0.09	Нет	»	0.26 ± 0.03
Март	4.07 ± 0.41	0.59 ± 0.05	0.90 ± 0.13	»	»	0.66 ± 0.09
Апрель						
начало	2.36 ± 0.26	0.32 ± 0.03	1.35 ± 0.35	2.97 ± 0.23	10.97 ± 2.4	0.53 ± 0.04
конец	28.58 ± 1.12	0.26 ± 0.02	1.56 ± 0.22	3.50 ± 0.42	9.78 ± 1.53	0.43 ± 0.02
Май	24.06 ± 3.8	0.29 ± 0.03	0.80 ± 0.15	2.86 ± 0.42	Нет	0.76 ± 0.25
Июнь	38.58 ± 3.15	0.25 ± 0.01	0.56 ± 0.16	2.15 ± 0.46	»	0.68 ± 0.13
Июль	34.51 ± 3.75	0.42 ± 0.06	0.82 ± 0.07	1.90 ± 0.14	»	0.70 ± 0.09
Август	37.80 ± 3.61	0.31 ± 0.04	1.47 ± 0.03	2.63 ± 0.80	»	0.65 ± 0.14

ТАБЛИЦА 2

Количественные характеристики клеток флоэмной паренхимы клубня *Corydalis bracteata* (закрытый грунт)

Месяцы	S клетки, мкм^2	Парциальный объем вакуоли, %	Парциальный объем крахмального зерна, %	Число основных органелл на 100 мкм^2 площади среза клетки		
				амилопласты	лейкопласты	митохондрии
Ноябрь	293.32 ± 9.32	67.09 ± 3.03	54.69 ± 3.83	1.02 ± 0.23	2.26 ± 0.29	3.66 ± 0.37
Декабрь	296.97 ± 6.88	39.35 ± 4.17	67.41 ± 7.26	1.71 ± 0.66	2.86 ± 0.55	2.50 ± 0.54
Январь	298.72 ± 13.19	16.09 ± 1.30	68.00 ± 3.24	0.88 ± 0.16	1.82 ± 0.26	1.82 ± 0.20
Февраль	320.90 ± 12.39	48.08 ± 4.78	65.79 ± 5.11	0.81 ± 0.08	0.50 ± 0.15	1.86 ± 0.26
Март	326.46 ± 11.15	49.46 ± 3.69	66.81 ± 2.67	1.99 ± 0.22	0.54 ± 0.08	4.40 ± 0.30

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Месяцы	S-органеллы на поперечном срезе, мкм^2		S-поверхности лейкопласта, мкм^2			Плотность поверхности мембран ЭР, мкм^2/мкм^3
	амилопласты	митохондрии	округлый	чашевидный	рулет	
Ноябрь	0.78 ± 0.11	0.32 ± 0.04	0.41 ± 0.05	3.18 ± 0.50	Нет	0.44 ± 0.03
Декабрь	0.76 ± 0.26	0.44 ± 0.03	0.52 ± 0.04	4.07 ± 0.94	»	0.41 ± 0.08
Январь	0.82 ± 0.07	0.28 ± 0.03	0.51 ± 0.07	2.28 ± 0.37	»	0.62 ± 0.06
Февраль	6.19 ± 0.28	0.46 ± 0.04	0.48 ± 0.06	3.64 ± 0.70	»	0.45 ± 0.10
Март	3.19 ± 0.30	0.24 ± 0.04	0.39 ± 0.07	4.08 ± 0.10	»	0.58 ± 0.07

Результаты исследований

Изменения ультраструктуры клеток флоэмной паренхимы клубней в годичном цикле растений *C. bracteata*, зимующих в открытом грунте

После формирования камбиального кольца и активного деления камбия (в сентябре) размер клетки флоэмной паренхимы минимален и постепенно увеличивается в течение последующих месяцев (табл. 1). В сентябре—октябре ядро округлой формы, занимает центральное положение в клетке; органеллы концентрируются вокруг ядра (табл. I, *1*). В клетке присутствуют несколько вакуолей, парциальный объем которых составляет около 50 % (табл. 1). В клетке одновременно встречаются типичные амилопласты и лейкопласты, не запасающие крахмал. Последние на поперечном срезе имеют как округлую, так и чашевидную форму. В округлых лейкопластах наблюдаются единичные тилакоиды, на которых располагаются рибосомы (табл. I, *2*). Для чашевидных пластид характерно развитие пластидного ретикулума (табл. I, *2*, *4*), а также контакты с элементами гранулярного ЭР (ГЭР) (табл. I, *5*). Амилопласты округлой формы (табл. I, *3*), в октябре в них начинается снижение парциального объема крахмального зерна (табл. 1). Митохондрии на поперечном срезе округлой формы, с трубчатыми кристами (табл. I, *3*, *5*). Помимо трубчатых крист встречаются еще и ламеллярные, расположенные в центре органеллы вдоль длинной оси (табл. I, *6*). Такие кристы составляют комплексы из двух, реже шести ламелл. ГЭР представлен цистернами.

В ноябре деления клеток камбия в клубне постепенно прекращаются, а в почке идет быстрый рост первого междоузлия. В клетках флоэмной паренхимы клубня ядро лопастной формы, при этом вокруг него концентрируются органеллы (табл. II, *2*). Парциальный объем вакуолей в клетке снижается (табл. 1). В сравнении с предыдущими сроками наблюдаются некоторые изменения в строении лейкопластов: на поперечных срезах они выглядят как вложенные друг в друга замкнутые концентрические профили с чрезвычайно малым объемом стромы (форма «рулета») (табл. II, *1*). Своеобразное взаиморасположение инвагинаций обеспечивает существенное увеличение площади поверхности пластиды (в несколько раз по сравнению с округлой формой, табл. 1). Также поздней осенью встречается не только цистернальная, но и везикулярная форма ГЭР (табл. II, *4*, *5*), поверхностная плотность его элементов возрастает и составляет 0.83 мкм^2/мкм^3 (табл. 1).

К декабрю новый клубень полностью сформирован и дальнейших изменений его анатомического строения не наблюдается. В этот период в клетках флоэмной паренхимы парциальный объем крахмального зерна в амилопласте минимален и составляет 41.5 % (табл. 1). Лейкопласты округлой и чашевидной формы (табл. II, *3*). В чашевидных пластидах наблюдается развитие периферического ретикулума; образуются контакты с элементами ГЭР. Лейкопластов в форме «рулета» не обнаруживается. Число митохондрий на единицу площади среза клетки возрастает приблизительно в 1.5 раза; увеличивается площадь их поперечного среза (табл. 1). ГЭР представлен цистернальной и везикулярной формами, его поверхностная плотность в это время максимальна и составляет около 1 мкм^2/мкм^3 (табл. 1). В январе парциальный объем крахмального зерна в амилопласте значительно повышается и достигает 90 %, за счет чего существенно увеличивается и площадь среза органеллы (табл. 1). Также наблюдаются профили гантелевидных лейкопластов (табл. II, *6*), что, вероятно, свидетельствует об их делении.

В феврале—марте начинается постепенное увеличение объема вакуолей. В амилопластах вновь снижается парциальный объем крахмального зерна (табл. 1). Лейкопласты округлой формы, с единичными тилакоидами, рибосомы на которых не отмечаются (табл. II, *7*). Начиная с марта и в последующие месяцы в клетках присутствует только цистернальная форма ГЭР.

В апреле начинается надземный рост растений. В клетках флоэмной паренхимы клубня ядро округлой формы. Лейкопласты в основном чашевидные, причем для многих из них характерна форма «рулета» (табл. III, *1*). В расширениях стромы таких пластид наблюдается развитие пластидного ретикулума. Площадь поперечного среза митохондрии уменьшается и становится сходной с осенними значениями (табл. 1).

В конце апреля—мае (цветение и созревание плодов) в клетках флоэмной паренхимы клубня значительно увеличиваются число и размеры амилопластов и парциальный объем крахмального зерна в них (табл. 1). Лейкопласты округлой и чашевидной формы, с развитым пластидным ретикулумом (табл. III, *2*), их число также возрастает (табл. 1).

В конце июня надземные части растения постепенно отмирают. В летние месяцы (июнь—август) клетки флоэмной паренхимы клубня значительно увеличиваются в размерах по сравнению с сентябрем, их площадь возрастает в 1.5 раза (табл. 1). Основной объем клетки занимают одна или несколько крупных центральных вакуолей — их парциальный объем максимален и составляет около 80 % (табл. 1). Ядро округлой формы, занимает периферическое положение, органеллы располагаются очень компактно, вблизи ядра (табл. III, *3*). Пристенный слой цитоплазмы тонкий, органеллы в нем практически не встречаются. Лейкопласты округлой и чашевидной формы, без внутренних мембран (табл. III, *4*, *5*). В сравнении с предыдущими месяцами в летний период значительно снижается численность пластид обоих типов и митохондрий (табл. 1).

В июле—августе начинается формирование тканей нового клубня, о чем свидетельствуют активные деления клеток камбия по всему периметру камбиального кольца. После дифференциации ксилемы, камбий делится в основном по направлению к флоэме, а число ее клеточных слоев быстро растет. Годичный цикл замыкается.

Динамика ультраструктуры клеток флоэмной паренхимы клубней растений *C. bracteata*, зимующих в оранжерее

Количественные и качественные характеристики клеток флоэмной паренхимы клубня на момент переноса из открытого грунта в оранжерею (сентябрь) приведены в табл. 1 и описаны выше.

В отличие от растений, зимующих в открытом грунте, в оранжерее удлинения междоузлия в почке в ноябре не происходит. В клетках флоэмной паренхимы клубня у растений из оранжереи парциальный объем вакуоли увеличивается по сравнению с первоначальным (сентябрь) и имеет значение почти в 2 раза выше, чем у растений из открытого грунта в это время (ср. табл. 1 и 2). Ядро округлой формы, занимает центральное положение в клетке, органеллы располагаются вблизи ядра (табл. IV, *1*). Парциальный объем крахмального зерна в амилопласте несколько больше, чем у растений из открытого грунта (ср. табл. 1 и 2). Лейкопласты округлой и чашевидной формы, развитие внутренних мембран не характерно; наблюдается образование контактов с цистернами ЭР (табл. IV, *2*). Пластиды в форме «рулета» не обнаруживаются. Митохондрии на поперечном срезе округлой формы, на продольном срезе выявляются ламеллярные кристы (табл. IV, *3*). Поверхностная плотность цистернального ГЭР (табл. IV, *6*) на единицу площади среза клетки существенно ниже, чем у растений, зимующих в естественных условиях (ср. табл. 1 и 2).

В зимние месяцы (декабрь—февраль) размеры почки не изменяются. В клетках флоэмной паренхимы клубня идет постепенно снижение вакуолизации и, как и у растений из открытого грунта, парциальный объем вакуоли достигает своего минимального значения в январе, а в последующие месяцы прежний объем восстанавливается (табл. 2). Парциальный объем крахмального зерна в амилопласте увеличивается по сравнению с ноябрем и в дальнейшем остается неизменным (табл. 2). Деления лейкопластов в зимнее время не наблюдается. В отличие от растений из открытого грунта в клетках растений из оранжереи помимо лейкопластов округлой формы присутствуют также чашевидные лейкопласты, составляющие примерно половину от общего числа лейкопластов в клетке (ср. табл. 1 и 2), в них развит пластидный ретикулум (табл. IV, *4*). Число митохондрий на единицу площади среза клетки также ниже, чем у растений из парка (ср. табл 1 и 2), хотя площадь поперечного среза митохондрии увеличивается по сравнению с ноябрем (табл. 2). ГЭР представлен только цистернальной формой, везикул нет. Поверхностная плотность ГЭР примерно в 2 раза ниже, чем у растений из открытого грунта (ср. табл. 1 и 2).

В марте по сравнению с предыдущими месяцами не наблюдается существенных изменений в строении клетки. Остаются прежними парциальные объемы вакуоли в клетке и крахмального зерна в амилопласте (табл. 2). Лейкопласты округлой и чашевидной формы, в них развит пластидный ретикулум (табл. IV, *5*). Как и у растений из открытого грунта, уменьшается площадь поперечного среза митохондрии, а их число на единицу площади среза клетки достигает осеннего уровня (табл. 2).

Число пластид и протяженность мембран ГЭР остается ниже, чем у растений из открытого грунта (ср. табл. 1 и 2).

В дальнейшем в условиях оранжереи надземного роста растений не наблюдается. Размеры почек не увеличиваются, а бутоны, заложившиеся с осени, разрушаются.

Обсуждение

Одним из наиболее частых повреждений растительных тканей, вызываемых отрицательными температурами, является образование кристаллов льда (Levitt, 1980; Pearce, 2001). Во время периода холодового закаливания в клетках наблюдаются некоторые адаптивные изменения ультраструктуры, направленные на снижение уровня несвязанной воды. В осенние месяцы в клетках флоэмной паренхимы клубня хохлатки происходит уменьшение вакуолизации клеток и отмечается концентрация органелл вокруг лопастного ядра. При этом изменения парциального объема вакуолей и топологии органелл происходят сходным образом у растений как из открытого, так и закрытого грунта, т. е. строение клетки, описываемое в литературе как «зимнее», формируется в клетках паренхимы клубней независимо от температурных условий. Для клеток мезофилла тиса, произрастающего в закрытом грунте, наблюдалось сохранение «летнего» строения клетки на протяжении всего годичного цикла (Мирославов, Котеева, 2002). Скорее всего, различия объясняются своеобразным развитием клубня: поскольку его ткани ежегодно обновляются, такое строение характерно для клеток, находящихся на стадии дифференциации и роста, а не формируется под действием внешних факторов.

Также к адаптивным перестройкам субклеточного строения относятся конформационные изменения ЭР (переход из цистернальной в везикулярную форму) и увеличение поверхностной плотности его элементов, что обеспечивает возможность перераспределения воды в клетке и/или вывода ее в межклетники (Fujikawa et al., 1997; Мирославов и др., 2000). Экспериментально показано, что реорганизация формы ЭР происходит очень быстро, что позволяет предотвратить выход воды из клетки или слишком быстрое ее поступление из апопласта в клетку при колебаниях температуры (Fujikawa et al., 1997). В клетках паренхимы клубня у растений, зимующих в оранжерее, развития везикулярной формы ЭР в зимние месяцы не наблюдалось, что подтверждает предположение о том, что конформационный переход ЭР из цистернальной в везикулярную форму происходит под влиянием низких температур. Развития АЭР, характерного для изученных ранее зимующих тканей растений (Котеева, 2002; Мирославов, Котеева, 2002), в клетках флоэмной паренхимы клубня не наблюдается. Возможно, это явление объясняется тем, что подземные органы не подвергаются воздействию низких отрицательных температур, а также резким температурным скачкам.

При описании динамики ультраструктуры практически всех зимующих тканей, изученных к настоящему моменту, наблюдались изменения числа митохондрий в течение годичного цикла, а именно увеличение их численности в зимние месяцы (Pomeroy, Siminovitch, 1971; Pihakaski, 1986; Наумова, Мирославов, 1986; Котеева, 2002; Мирославов, Котеева, 2002). Считается, что пролиферация митохондрий в течение холодного периода направлена на поддержание жизнедеятельности клетки при снижении интенсивности дыхания в условиях низких температур (Кислюк и др., 1995). В клетках флоэмной паренхимы клубня у растений зимующих в оранжерее, увеличения числа митохондрий в зимний период не происходило, как и в клетках мезофилла хвои тиса, зимующего в закрытом грунте (Мирославов, Котеева, 2002). Вероятно, в отсутствии низких температур не происходит стимуляции энергозависимых метаболических процессов.

Следует обратить внимание на строение митохондрий в клетках флоэмной паренхимы клубня: на поперечном срезе митохондрии округлые, с хорошо развитыми трубчатыми кристами в довольно плотном матриксе. Однако на продольных срезах четко различимы еще и ламеллярные кристы, проходящие вдоль длинной оси органеллы. Обычно ламеллярные кристы плотно прилегают друг к другу, что придает им сходство с гранами хлоропластов. Эти органеллы встречаются в клетках флоэмной паренхимы в течение всего годичного цикла, независимо от температурного режима, что позволяет предположить, что такие органеллы являются специфичными для данного типа ткани. Митохондрии с таким типом крист описаны, насколько нам известно, только в клетках обкладки проводящего пучка в листе у некоторых видов сем. *Chenopodiaceae* (Вознесенская, 1976). Поскольку для представителей этого семейства характерен C_4-тип фотосинтеза, не исключено, что структура тканеспецифичных митохондрий может быть связана с определенными функциями, осуществляемыми в них. Однако сами авторы не обсуждают это явление.

Специализированные подземные органы эфемероидов обеспечивают выживание растения во время неблагоприятного периода и им традиционно приписывается запасающая функция. Для клеток флоэмной паренхимы клубня характерно высокое содержание крахмала, и динамика накопления крахмальных зерен в амилопласте представляет определенный интерес. Наибольший парциальный объем крахмального зерна в амилопласте наблюдается в летние месяцы, а осенью идет его уменьшение. Это согласуется с данными по сезонным изменениям ультраструктуры клеток различных тканей древесных растений (Pomeroy, Siminovitch, 1971; Wisniewski, Ashworth, 1986; Farrar, Evert, 1997; Котеева, 2002; Мирославов, Котеева, 2002, и др.) и паренхимы чешуй луковиц *Scilla sibirica* (Мирославов, Бармичева, 2005; Мирославов и др., 2005). Сахара, образующиеся в результате гидролиза крахмала, являются гидрофильными веществами, что позволяет им предотвратить обезвоживание клеток (Pearce, 2001) и повышает холодоустойчивость. Однако если для вышеуказанных растительных объектов показано практически полное отсутствие крахмала в клетке в течение всех зимних месяцев и его появление только в марте—апреле, то наши результаты свидетельствуют о том, что зимой в клубне хохлатки наблюдается ресинтез крахмала. При этом объем крахмального зерна в пластиде и соответственно размер амилопласта возрастают почти до летнего уровня. Для большинства тканей с появлением крахмальных зерен в амилопластах связывают начало восстановления «летней» структуры клетки ранней весной (Pomeroy, Siminovitch, 1971; Котеева, 2002). Тот факт, что содержание крахмала в клетках паренхимы клубня значительно повышается уже в январе, может быть связан со своеобразной ритмикой развития эфемероидов: они начинают вегетацию существенно раньше, чем растения древесных жизненных форм, следовательно и подготовка клеток к переходу в активно функционирующее состояние осуществляется в более ранние сроки.

У растений, зимующих в оранжерее, изменение динамики накопления крахмала происходило несколько иначе: осенью парциальный объем крахмального зерна в амилопласте снижается, но уже в декабре наблюдается его повышение, и в течение следующих месяцев он остается неизменным. Возможно, это явление объясняется тем, что в отсутствии низких температур увеличения содержания сахаров-криопротектантов не происходит. Также существует предположение, что у растений, лишенных воздействия естественных температур, отсутствие транспорта сахаров в развивающуюся почку может приводить к ее разрушению (Lambrechts et al., 1994).

Помимо амилопластов, в течение всего годичного цикла в клетке одновременно присутствуют различной формы лейкопласты, лишенные крахмальных зерен. В сентябре—октябре лейкопласты типичной округлой, а также чашевидной формы. Для них характерно развитие единичных тилакоидов и пластидного ретикулума. В ноябре лейкопласты образуют инвагинации, расположенные таким образом, что на поперечном срезе органеллы имеют форму «рулета». В последующие зимние месяцы пластиды в форме «рулета» не встречаются, а лейкопласты представлены округлыми и чашевидными, в которых по-прежнему развиты отдельные тилакоиды и пластидный ретикулум. В феврале—марте лейкопласты в основном округлые, и их полная дифференциация в чашевидные происходит только в начале апреля. Лейкопласты в форме «рулета» вновь появляются во время начала надземного роста растения (апрель); объем их стромы очень мал, а в редких ее расширениях выявляются скопления пластидного ретикулума. В мае и летние месяцы пластиды только округлой и чашевидной формы: в мае они содержат развитый пластидный ретикулум, а летом не отмечается образования каких-либо внутренних мембран. Следует отметить, что на протяжении всего годичного цикла показано образование контактов пластид и элементов ЭР.

Пластиды являются очень вариабельными органеллами растительной клетки, и их строение существенно различается в зависимости от типа клеток и от выполняемой ими функции. Незеленым пластидам обычно приписывается запасающая функция (накопление крахмала, белков), но некоторые авторы предполагают, что они вовлечены и в другие метаболические процессы. Так, например, известна роль комплексов лейкопласт—ЭР в синтезе веществ терпеноидной природы (Charon et al., 1987), липофильных продуктов (Cartayrade et al., 1990).

В литературе описываются немногочисленные примеры диморфизма пластид (Akita, Sagisaka, 1995; Voznesenskaya et al., 2002; Венжик и др., 2002), которые различаются не только морфологически, но и функционально. Строение лейкопластов существенно изменяется в зависимости от интенсивности роста растения. Так, например, пластиды в форме «рулета» встречаются только во время быстрого роста. Некоторые авторы связывают с процессами роста и дифференциации синтез вторичных метаболитов различной природы, в частности терпенов (Charon et al., 1987), алкалоидов (Deliu et al., 1994). Возможно, такая форма лейкопластов связана с синтезом терпеноидов, в том числе фитогормонов (Мирославов, Бармичева, 2005; Мирославов и др., 2005) или изохинолиновых алкалоидов, накапливающихся в подземных органах хохлаток (Willaman, Li, 1970; Растительные.., 1984, и др.). В таком случае динамика формы лейкопластов в годичном цикле свидетельствует о значительном изменении метаболизма клеток флоэмной паренхимы клубня на разных фазах развития растения.

Проведенная нами морфометрическая обработка данных показала, что число пластид обоих типов на единицу площади клетки в летние месяцы ниже, чем в остальное время года. В ноябре—декабре возрастает число лейкопластов (а число амилопластов параллельно снижается), что связано, скорее всего, с тем, что некоторые амилопласты полностью теряют крахмальные зерна и морфологически не отличаются от лейкопластов. В январе наблюдается деление пластид. Сходная динамика изменения численности пластид описывается в литературе для других тканей растений (Wisniewski, Ashworth, 1985, 1986; Наумова, Мирославов, 1986; Котеева, 2002; Мирославов, Котеева, 2002). Считается, что сезонное изменение численности пластид в тканях, функционально активных в течение более чем одного вегетационного периода, связано со сменой популяции пластид в период относительного функционального покоя клетки (Мирославов и др., 1992; Мирославов, Котеева, 2002).

Инициация деления пластид напрямую зависит от того, подвергалось ли растение охлаждению. В клетках флоэмной паренхимы клубня хохлатки, как и в клетках мезофилла тиса (Мирославов, Котеева, 2002) и апикальной меристемы тополя (Sagisaka, 1992), зимующих в закрытом грунте, деления пластид в зимние месяцы не происходило. Также в клетках паренхимы клубня у растений, зимующих в оранжерее, в ноябре не наблюдается лейкопластов, имеющих форму «рулета». Следует отметить, что удлинения междоузлия в почке в этот период также не происходит, что может быть связано с нарушением температурнозависимых метаболических процессов в клубне.

Таким образом, на основании полученных результатов можно сделать вывод, что низкие температуры необходимы для нормального развития весенних геофитов умеренных широт. При понижении температуры в осеннее время выявляются некоторые адаптивные изменения ультраструктуры клеток (например, увеличение числа митохондрий, конформационные преобразования ЭР). В то же время наблюдаются перестройки ультраструктуры клетки, не имеющие выраженного приспособительного значения (например, появление лейкопластов, имеющих форму «рулета», а также деление пластид). Отсутствие этих явлений в клетках флоэмной паренхимы у растений, не подвергавшихся охлаждению, может быть связано с нарушениями в развитии тканей клубня.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-49028).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безделева Т. А. Морфогенез и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов рода *Corydalis* Vent.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1976. 16 с.

Венжик Ю. В., Николаевская Т. С., Олимпиенко Г. С. и др. Особенности структуры клеток мезофилла у хлорофиллдефектных мутантов *Festuca pratensis* (*Poaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 12. С. 48—58.

Вознесенская Е. В. Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов сем. *Chenopodiaceae*. II // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 11. С. 1546—1557.

Горышина Т. К. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1968. 39 с.

Кислюк И. М., Мирославов Е. А., Палеева Т. В. Стимуляция дыхания листьев пшеницы и пролиферация митохондрий в их клетках под влиянием охлаждения // Физиол. раст. 1995. Т. 42. № 4. С. 603—606.

Котеева Н. К. Особенности сезонной ритмики ультраструктуры клеток апикальной меристемы побега и мезофилла хвои *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 11. С. 50—60.

Мирославов Е. А., Алексеева О. А., Наумова Л. В. К проблеме обновления хлоропластов // Цитология. 1992. Т. 34. № 8. С. 28—31.

Мирославов Е. А., Бармичева Е. М. Сезонная ритмика структуры лейкопластов чешуй луковицы *Scilla sibirica* L. // Цитология. 2005. Т. 47. № 12. С. 1035—1038.

Мирославов Е. А., Бармичева Е. М., Ходорова Н. В. Сезонные изменения структуры клеток основной ткани донца луковицы *Scila sibirica* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 9. С. 1430—1435.

Мирославов Е. А., Котеева Н. К. Характеристика сезонной динамики ультраструктуры клеток мезофилла *Taxus cuspidata* (*Taxaceae*), произрастающего в открытом и закрытом грунте // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 7. С. 40—49.

Мирославов Е. А., Котеева Н. К., Бармичева Е. М. В клетках мезофилла ранневесенних эфемероидов развивается агранулярный эндоплазматический ретикулум // Цитология. 2000. Т. 42. № 11. С. 1014—1025.

Наумова Л. В., Мирославов Е. А. Сезонные изменения ультраструктуры клеток феллодермы *Phellodendron amurense* (*Rutaceae*) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 2. С. 200—206.

Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейства *Magnoliaceae—Limoniaceae*. Л., 1984. 460 с.

Скрипчинский В. В., Скрипчинский Вл. В., Шевченко Г. Г. Роль температуры в годичном цикле развития весенних геофитов Северного Кавказа // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 9. С. 1233—1245.

Akita T., Sagisaka S. Functional and structural differences among proplastids as seen by immunogold-staining and electron microscopy // Biosci. Biotech. Biochem. 1995. Vol. 59. N 8. P. 1477—1484.

Aung L. H., De Hertogh A. A. Temperature regulation of growth and endogenous abscisic acid-like content of *Tulipa gesneriana* L. // Plant Physiol. 1979. Vol. 63. N 6. P. 1111—1116.

Cartayrade A., Bourgeois G., Balz J.-P. et al. The secretory apparatus of *Ginkgo bilobai*: structure, differentiation and analysis of the secretory product // Trees — Structure and Function. 1990. Vol. 4. N 4. P. 171—178.

Charon J., Launay J., Carde J.-P. Spatial organization and volume density of leucoplasts in pine secretory cells // Protoplasma. 1987. Vol. 138. P. 45—53.

Deliu C., Craciun C., Cracium V. et al. Ultrastructural and biochemical study of *Berberis parvifolia* root meristem and cell cultures // Plant Science. 1994. Vol. 96. N 1—2. P. 143—150.

Farrar J. J., Evert R. F. Seasonal changes in the ultrastructure of the vascular cambium of *Robinia pseudoacacia* // Trees — Structure and Function. 1997. Vol. 11. N 4. P. 191—202.

Fujikawa S., Kuroda K., Ohtani J. Seasonal changes in dehydration tolerance of xylem ray parenchyma cells of *Stylax obassia* twigs that survive freezing temperature by deep supercooling // Protoplasma. 1997. Vol. 197. N 1-2. P. 34—44.

Gorin N., Heidema F. T. Starch contents of freeze-dried anthers and α-amylase activity of their extracts as criteria that dry-stored bulbs (*Tulipa gesneriana* L.) cultivar «*apelddorn*» have been exposed to 5 °C // Sci. Horticult. 1985. Vol. 26. N 2. P. 183—189.

Lambrechts H., Rook F., Kollöfel C. Carbohydrate status of tulip bulbs during cold-induced flower stalk elongation and flowering // Plant Physiol. 1994. Vol. 104. N 2. P. 515—520.

Levitt J. Response of plants to environmental stresses. Vol. I. Chilling, freezing and high temperature stresses. New York, 1980. 497 p.

Nike T., Sakai A. Ultrastructural changes related to frost hardiness in the cortical parenchyma cells from mulberry twigs // Plant Cell Physiol. 1981. Vol. 22. N 2. P. 171—183.

Pearce R. S. Plant freezing and damage // Ann. Bot. 2001. Vol. 87. N 4. P. 417—424.

Pihakaski K. Quantitative seasonal variation in mitochondrial ultrastructure of mesophyll cells in *Diapensia lapponica* L. with reference to some effects of fixative osmolality // Protoplasma. 1986. Vol. 131. N 2. P. 107—117.

Pomeroy M. K., Siminovitch D. Seasonal cytological changes in secondary phloem parenchyma cells in *Robinia pseudoacacia* in relation to cold hardiness // Can. J. Bot. 1971. Vol. 49. N 5. P. 787—795.

Rebers M., Vermeer E., Knegt E. et al. Gibberellin levels and cold-induced floral stalk elongation in tulip // Physiol. Plant. 1995. Vol. 94. N 4. P. 687—691.

Ryberg M. A morphological study of *Corydalis nobilis*, *Corydalis cava*, *Corydalis solida* and some allied species, with special reference to their underground organs // Acta Horti Berg. 1959. Bd 19. N 3. P. 15—119.

Sagisaka S. A cold environment is prerequisite for formation of «plastid initials» in winter buds of poplar // Plant Physiol. 1992. Vol. 99. N 4. P. 1657—1663.

Steer M. Understanding cell ultrastructure. Cambridge, 1981. 126 p.

Van Kilsdonk M. G., Nicolay K., Franssen J. M. et al. Bud abortion in tulip bulbs studied by magnetic resonance imaging // J. Exp. Bot. 2002. Vol. 53. N 374. P. 1603—1611.

Van der Toorn A., Zemah H., Van As H. et al. Developmental changes and water status in tulip bulbs during storage: visualization by NMR imaging // J. Exp. Bot. 2000. Vol. 51. N 348. P. 1277—1287.

Voznesenskaya E. V., Franceschi V. R., Kiirats O. et al. Proof of C_4 photosynthesis without Kranz anatomy in *Bienertia cycloptera* (*Chenopodiaceae*) // Plant J. 2002. Vol. 31. N 5. P. 649—662.

Willaman J. J., Li H.-L. Alkaloid-bearing plants and their contained alkaloids // Lloydia. 1970. Vol. 33. N 3A. P. 159—161.

Wisniewski M., Ashworth N. E. Changes in ultrastructure of xylem parenchyma cells of peach (*Prunus persica*) and red oak (*Quercus rubra*) in response to a freezing stress // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72. N 9. P. 1364—1376.

Wisniewski M., Ashworth N. E. A comparison of seasonal ultrastructural changes in stem tissues of peach (*Prunus persica*) that exihibit contrasting mechanisms of cold hardines // Bot. Gaz. 1986. Vol. 147. N 4. P. 407—417.

SUMMARY

A comparative study was done of cell ultrastructure in tuber phloem parenchyma of spring ephemeroid *Corydalis bracteata* growing outdoors and indoors. During cold period the cells demonstrate decrease in vacuolation, augmentation of mitochondria, conformational changes in the endoplasmic reticulum. These ultrastructural variations are considered to be adaptive to low temperatures. Besides these adaptive changes, low temperatures influence the cytological changes that do not show any ajustment, such as division of plastids and modifications of their form depending on the growth activity of the plant. These seasonal ultrastructural changes are discussed focusing on particular growth and development in annual cycle of *C. bracteata.*

УДК 581.48 : 623.2

Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 7

© Е. А. Андриянова

ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ СЕМЯН ИВОВЫХ (*SALICACEAE*), ПРОИЗРАСТАЮЩИХ НА СЕВЕРЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

E. A. ANDRIJANOVA. THE SEED VIABILITY OF WILLOW FAMILY (*SALICACEAE*) SPECIES GROWING IN THE RUSSIAN NORTHERN FAR EAST

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
685000 Магадан, ул. Портовая, 18
Факс 8 (41322) 34463
E-mail: andria@ibpn.ru

Поступила 23.01.2006
Окончательный вариант получен 25.12.2006

Изучены особенности прорастания семян 20 видов сем. *Salicaceae* Севера Дальнего Востока и их жизнеспособность после разных сроков хранения при 3 температурных режимах: +18—20 °С, +5 °С и –18 °С. Семена большинства арктоальпийских видов, а также *Salix pseudopentandra* находятся в состоянии неглубокого физиологического покоя, прерываемого холодной стратификацией при +5 °С. Выявлена связь между сроками созревания семян и продолжительностью сохранения ими жизнеспособности. Семена, созревающие до конца июля, полностью теряют жизнеспособность в течение месяца при температуре +18—20 °С и 2—3 (до 7) мес при +5 °С; созревающие в августе—сентябре могут храниться в течение 1.5—2 мес при +18—20 °С и в течение года при +5 °С без существенной потери всхожести. Оптимальной температурой для хранения семян всех изученных видов является –18 °С.

Ключевые слова: жизнеспособность семян, хранение семян, *Salicaceae*.

Растения семейства ивовых (*Salicaceae*) имеют мелкие семена, состоящие из зародыша и тонкой полупрозрачной семенной кожуры. В зародыше содержатся хлоропласты, эндосперма в семени нет (Валягина-Малютина, 2004). Семена большинства видов при наличии благоприятных условий прорастают в течение нескольких суток. При их отсутствии они быстро погибают (Николаева и др., 1985; Валягина-Малютина, 2004). Семена большинства видов ив полностью теряют жизнеспособность в течение 1 мес хранения при комнатной температуре (Ситникова, 1950; Буч, 1961; Maroder et al., 2000; Karrenberg, Suter, 2003). Однако известно, что семена *Salix pentandra* L., созревающие поздно осенью и высыпающиеся часто после выпадения снега, а также семена некоторых арктических и альпийских видов ив могут сравнительно долго сохранять жизнеспособность — 15—20 недель при комнатной температуре (Скворцов, 1968; Горобец, 1973; Juntilla, 1976; J. Young, Ch. Young, 1992). Многим авторам удалось продлить срок жизни семян ив с помощью создания специальных условий, таких как пониженная температура и влажность (Янишевский, Первухина, 1941; Попцов, Буч, 1952; Буч, 1957, 1961; Горобец, 1973; Juntilla, 1976).

Отсутствие информации о сохранении жизнеспособности семенами многих видов семейства ивовых является одним из препятствий при их введении в культуру, так как крайне быстрая потеря всхожести затрудняет хранение и пересылку семян. О прорастании семян большинства ивовых, произрастающих на Северо-Востоке, в настоящее время нет данных в литературе. Многие из этих видов декоративны и перспективны для интродукции, среди них есть эндемики.

Целью нашей работы было изучение продолжительности сохранения жизнеспособности семян при различной температуре хранения, а также выявление факторов, определяющих особенности прорастания и жизнеспособность семян 20 видов ивовых, произрастающих на севере Дальнего Востока.

Материал и методика

Семена были собраны в 2000—2006 гг. на территории Магаданской обл. (на побережье Охотского моря, а также на Охотско-Колымском водоразделе и в верховьях р. Колымы). Они собирались в состоянии закрытых или только начавших раскрываться коробочек. После сбора семена просушивались при комнатной температуре (+18—20 °С) в течение 2 сут, до полного раскрытия коробочек, затем часть семян закладывалась на хранение при следующих температурных режимах: +18—20 °С, +5 °С и –18 °С. При +18—20 °С семена хранились в бумажных пакетах, так как предварительные опыты показали, что в герметично закрытой таре при высокой температуре семена погибают быстрее, чем в негерметичной. При +5 °С и –18 °С семена хранились в плотно закрытых полиэтиленовых пакетах или стеклянных сосудах.

Проращивались семена по стандартной методике, при +18—20 °С на фильтровальной бумаге в чашках Петри в четырех повторностях по 25 штук. Нормальными считались проростки без признаков загнивания, с развивающимися гипокотильными волосками и семядолями. Аномальные проростки подсчитывались отдельно. Семена *Salix pulchra* Cham., *S. sphenophylla* A. Skvorts., *S. reticulata* L., *S. tschuktschorum* A. Skvorts., *S. pseudopentandra* (B. Floder.) B. Floder. и *S. magadanensis* Nedoluzhko, медленно прораставшие при +18—20 °С, стратифицировались на влажной фильтровальной бумаге при +5 °С. Нежизнеспособные семена ивовых при увлажнении быстро загнивают или приобретают желтоватый или коричневатый оттенок, а фильтровальная бумага окрашивается вымытым из семян пигментом.

Сроки созревания и даты сбора семян приведены в таблице. Для видов, не включенных в таблицу, время созревания семян указано в тексте. В статье указаны сроки созревания семян, характерные для той местности, где были выполнены сборы.

Названия растений приводятся по сводке С. К. Черепанова (1995).

Результаты и их обсуждение

Из 20 изученных видов сем. *Salicaceae* 9 встречаются только в Восточной Азии, 3 — в Восточной Азии и Северной Америке. *Salix khokhrjakovii* A. Skvorts. и *S. magadanensis* — эндемики Охотско-Колымского нагорья. *Chosenia* — эндемичный восточноазиатский монотипный род. Остальные виды довольно широко распространены в Евразии и на севере Северной Америки.

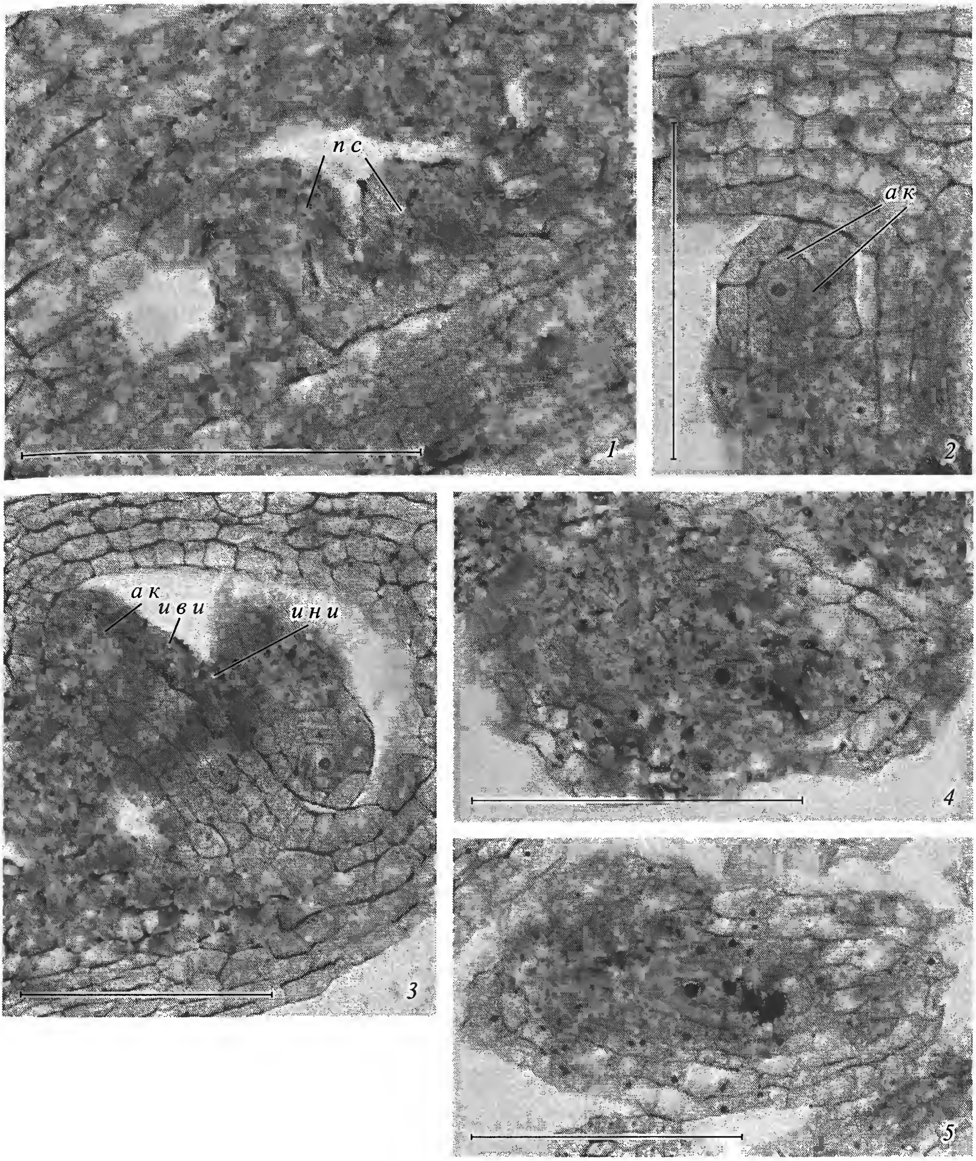


Таблица I. Некоторые ранние стадии развития семязачатка у *Arabidopsis thaliana*.

1 — первые стадии формирования примордия семязачатка на плаценте; *2*, *3* — сформированный примордий семязачатка, видны археспориальная клетка (*2* — две клетки), инициали внутреннего и наружного интегументов, *4* — линейная тетрада мегаспор, в которой произошла дегенерация двух верхних мегаспор, *5* — семязачаток на стадии 2-ядерного зародышевого мешка. *а к* — археспориальная клетка, *и в и* — инициали внутреннего интегумента, *и н и* — инициали наружного интегумента, *п с* — примордий семязачатка. Масштабная линейка — 50 мкм.

К с. 952

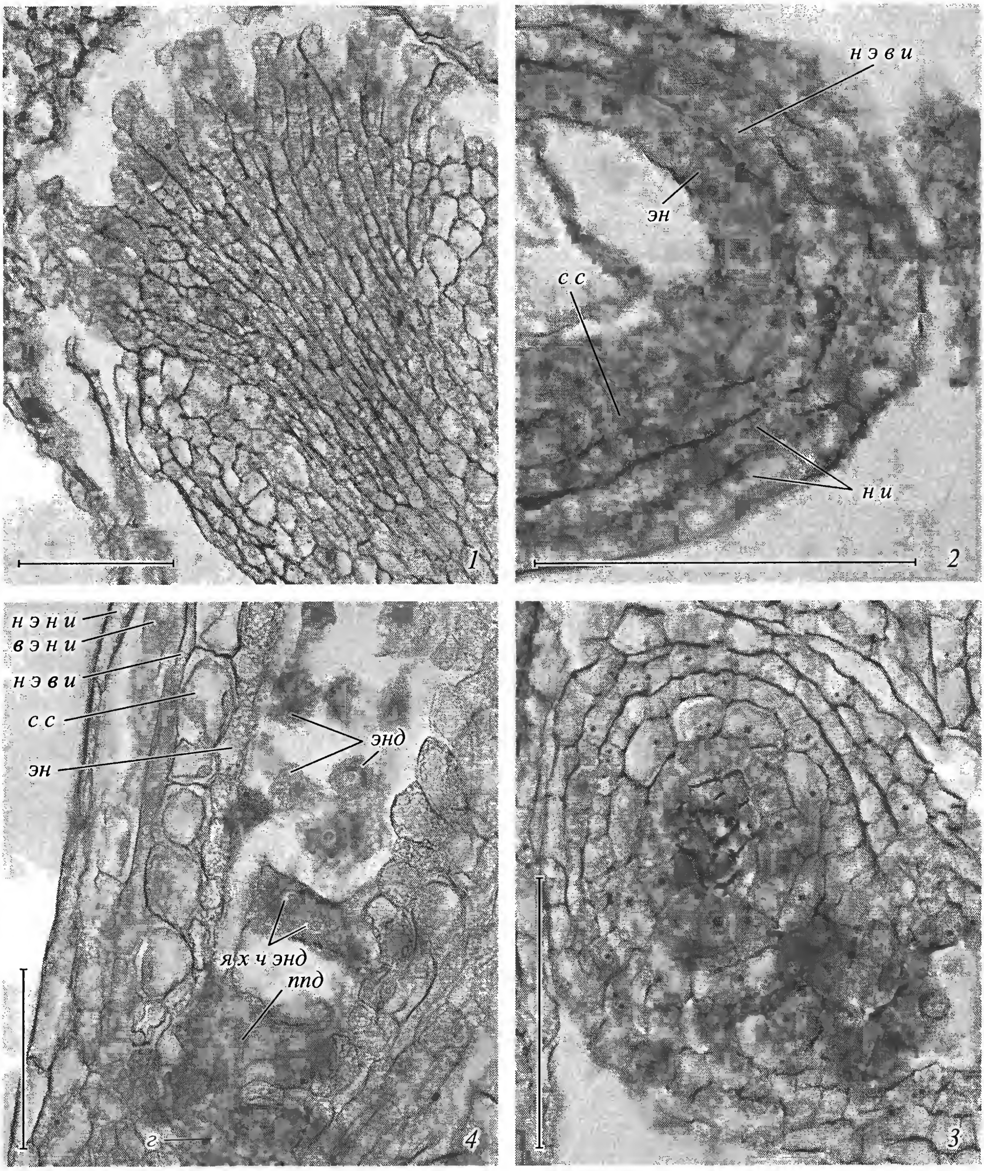


Таблица II. Некоторые стадии развития семязачатка и семени у *Arabidopsis thaliana*.

1 — часть плодолистика с рыльцем перед опылением; *2*, *3* — поперечные срезы сформированного семязачатка на уровне центральной клетки зародышевого мешка (*2*) и постаменто-подиума (*3*), видны деления клеток внутренней эпидермы внутреннего интегумента, приводящие к формированию эндотелия и среднего слоя, *4* — халазальная часть семени на стадии позднего глобулярного зародыша, начинается лигнификация клеточных оболочек гипостазы, видны остатки клеток постаменто-подиума, в цитоплазме халазальной части эндосперма 4 ядра (2 в другой плоскости среза). *в э н и* — внутренняя эпидерма наружного интегумента, *г* — гипостаза, *н и* — наружный интегумент, *н э в и* — наружная эпидерма внутреннего интегумента, *н э н и* — наружная эпидерма наружного интегумента, *ппд* — постаментоподиум, *с с* — средний слой, *эн* — эндотелий, *энд* — эндосперм, *я х ч энд* — ядра халазальной части эндосперма. Масштабная линейка — 50 мкм.

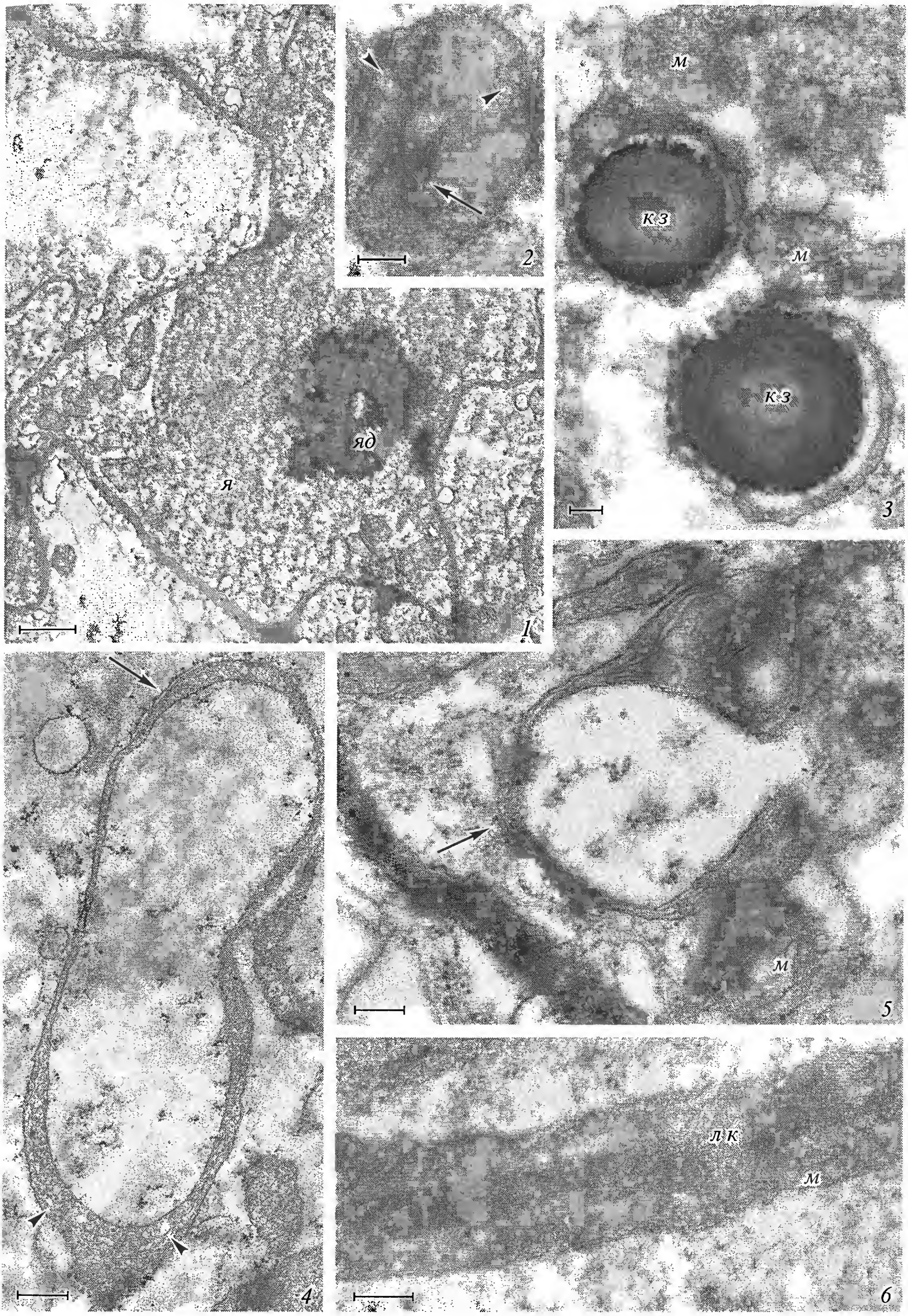


Таблица I. Строение клетки флоэмной паренхимы клубня *Corydalis bracteata*.

1—6 — сентябрь: *1* — общий вид клетки; *2* — лейкопласт (треугольными стрелками показан пластидный ретикулум, стрелкой — рибосомы, расположенные на тилакоидах); *3* — амилопласты, *4*, *5* — чашевидные лейкопласты (треугольной стрелкой показан пластидный ретикулум, стрелкой — контакт пластиды с элементами ГЭР); *6* — митохондрия с ламеллярными кристами. *к з* — крахмальное зерно, *л* — лейкопласт, *л к* — ламеллярные кристы, *м* — митохондрия, *я* — ядро, *яд* — ядрышко. Масштабные линейки, мкм: *1*, *3* — 1; *2*, *4—6* — 0.25.

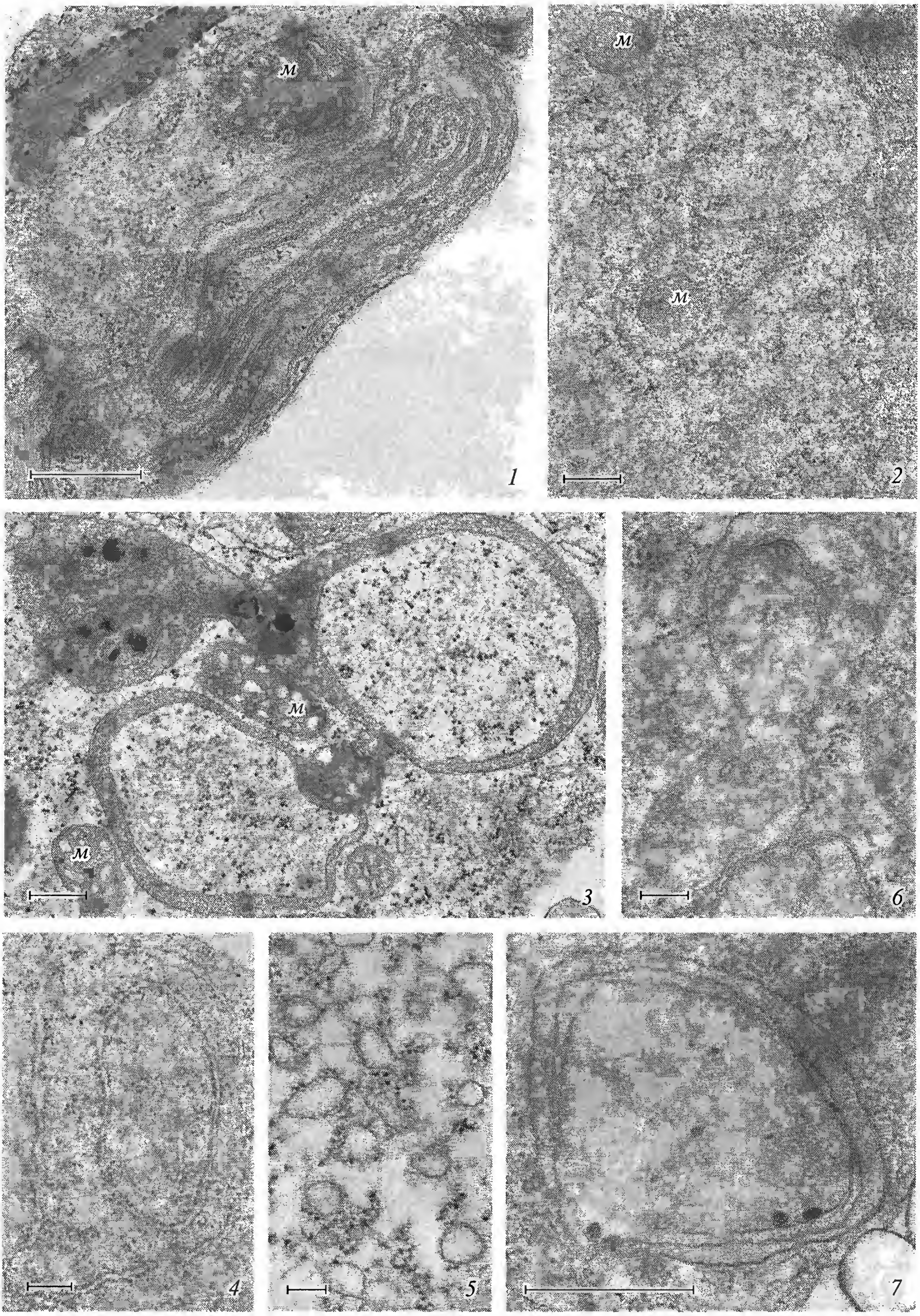


Таблица II. Строение клетки флоэмной паренхимы клубня *Corydalis bracteata*.

1, *2*, *4*, *5* — ноябрь; *3* — декабрь; *6* — январь; *7* — февраль: *1* — лейкопласт в форме «рулета»; *2* — фрагмент ядра; *3* — чашевидный лейкопласт; *4*, *5* — ГЭР; *6*, *7* — лейкопласт. Обозначения те же, что и на табл. I. Масштабные линейки, мкм: *1*—*3* — 0.5; *4*—*7* — 0.25.

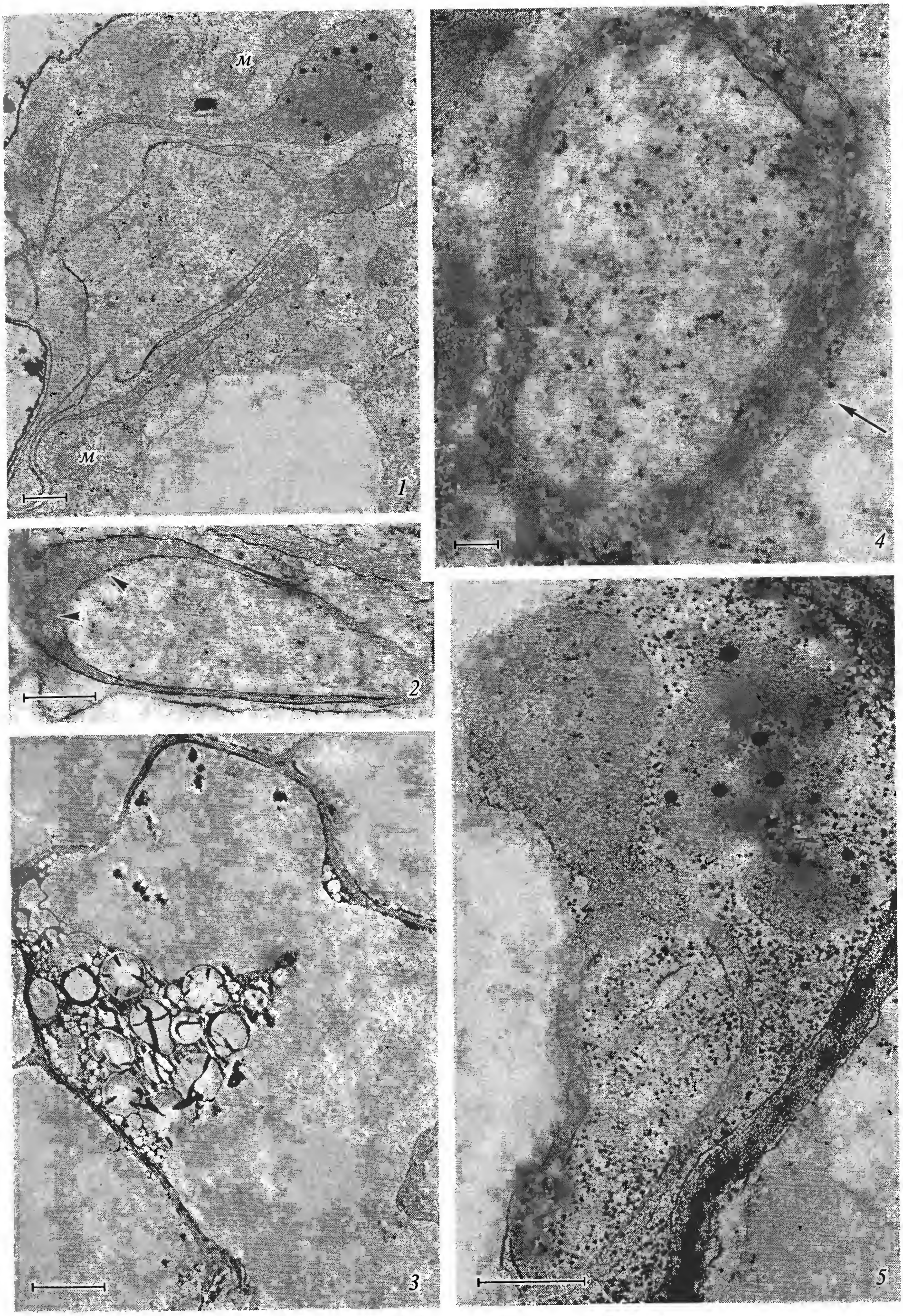


Таблица III. Строение клетки флоэмной паренхимы клубня *Corydalis bracteata*.

1 — апрель; *2* — май; *3, 4* — июль; *5* — август: *1* — лейкопласт в форме «рулета», *2* — чашевидный лейкопласт (треугольными стрелками показан пластидный ретикулум), *3* — общий вид клетки, *4* — чашевидный лейкопласт (стрелками показаны контакты пластиды с элементами ГЭР), *5* — чашевидный лейкопласт. Обозначения те же, что и на табл. I и II. Масштабные линейки, мкм: *1* — 1; *2, 4, 5* — 0.25; *3* — 5.

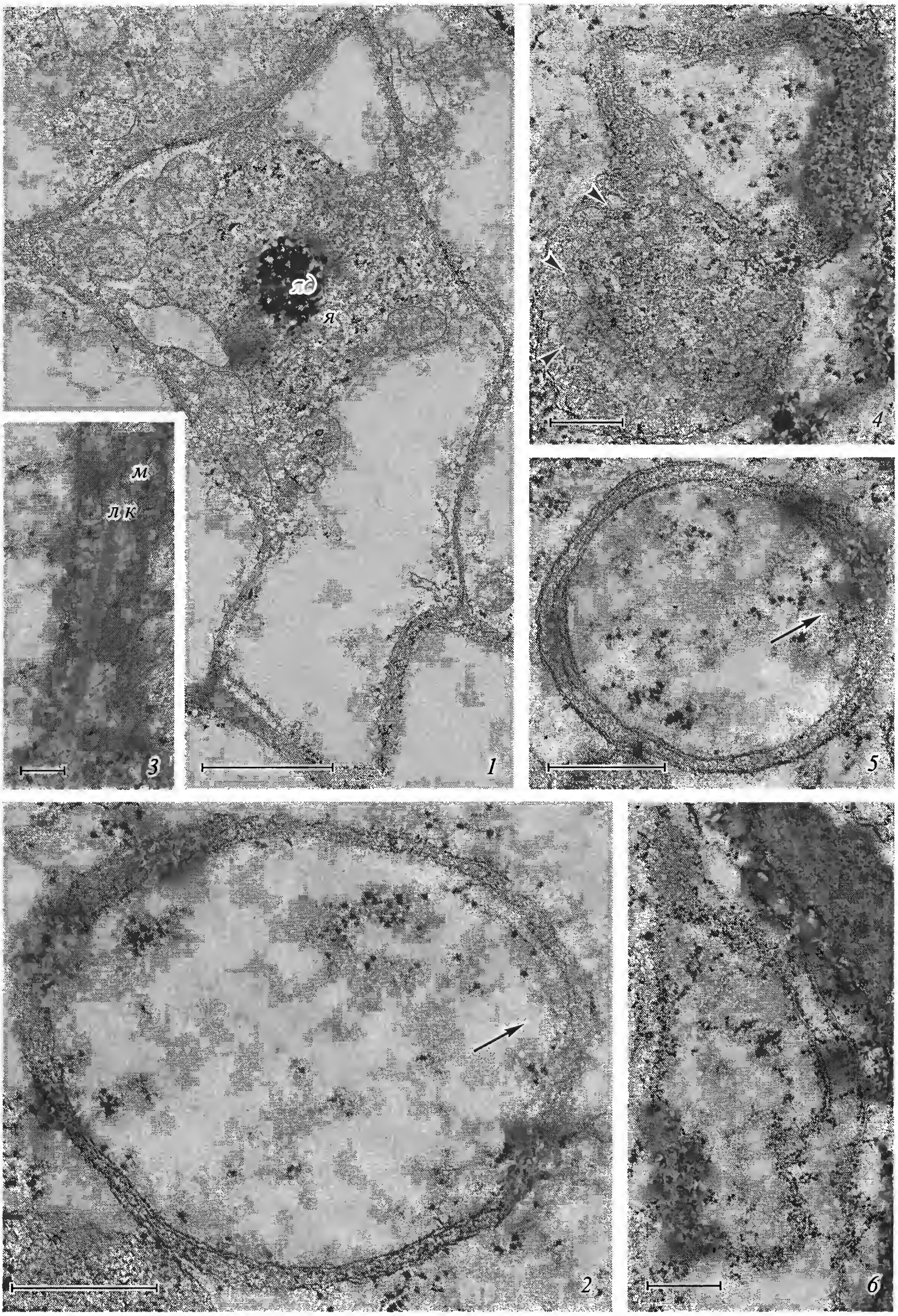


Таблица IV. Строение клетки флоэмной паренхимы клубня *Corydalis bracteata* (растения из оранжереи).

1—3, *6* — ноябрь; *4* — декабрь; *5* — март: *1* — общий вид клетки, *2* — чашевидный лейкопласт (стрелкой показан контакт пластиды с элементами ГЭР), *3* — митохондрия с ламеллярными кристами, *4* — чашевидный лейкопласт (треугольными стрелками показан пластидный ретикулум), *5* — чашевидный лейкопласт (стрелкой показан контакт пластиды с элементами ГЭР), *6* — ГЭР. Обозначения те же, что и на табл. I—III. Масштабные линейки, мкм: *1* — 5; *2*, *5*, *6* — 0.5; *3*, *4* — 0.25.

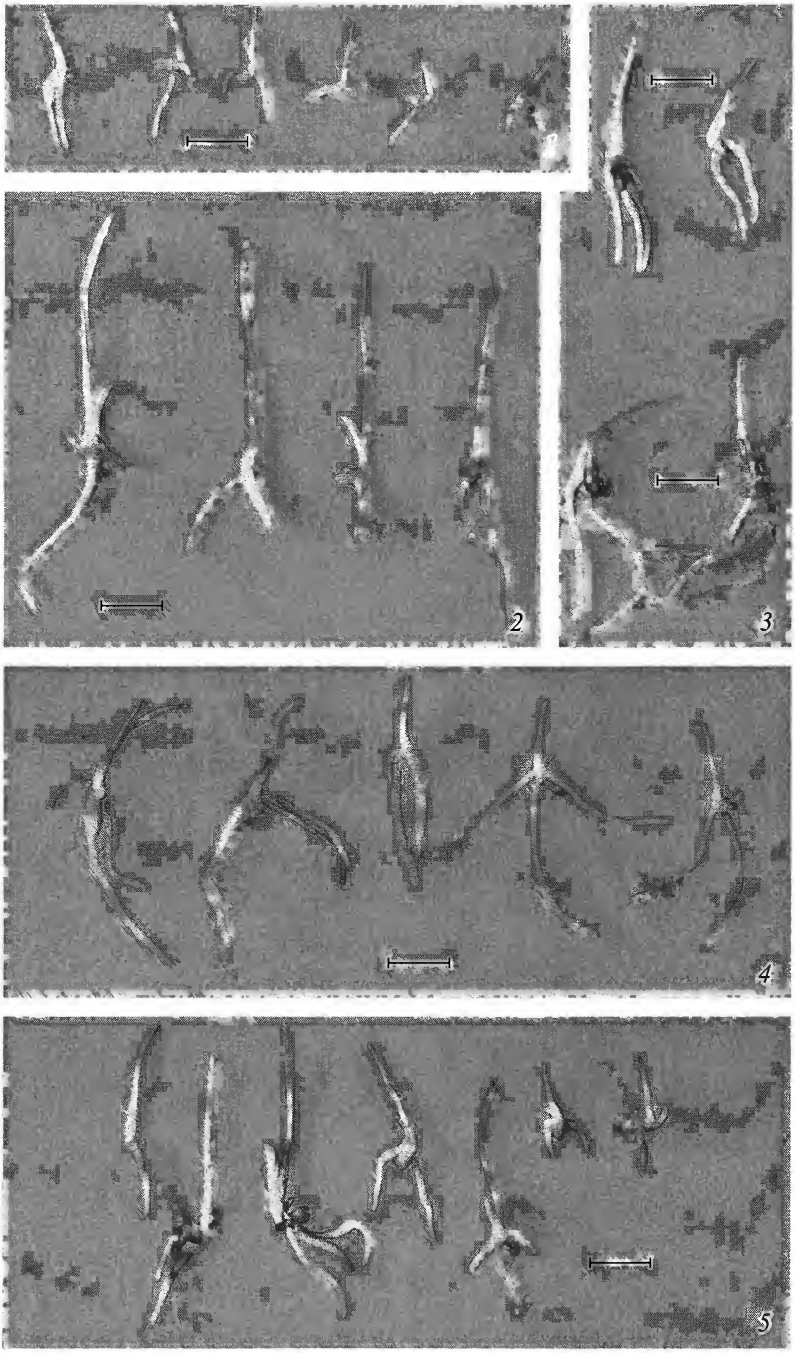
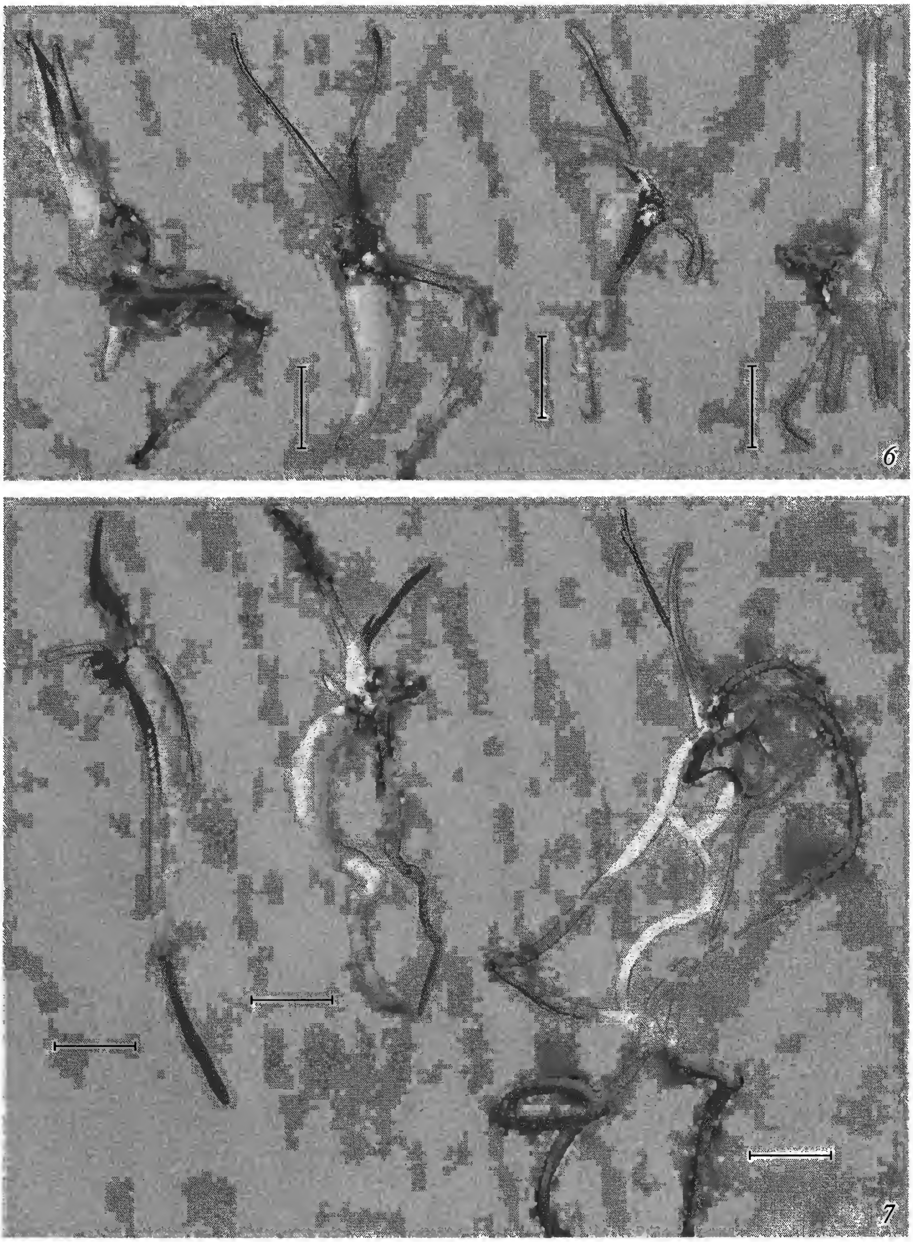


Таблица. Растения различных образцов в процессе развития.

1—5 — растения образцов ***f***нж (*1—3*), ***c***ср (*4*) и ***b***ср (*5*) через 13 мес культивирования; *6*, *7* — растения образцов ***f***нж (*6*) и ***c***ср (*7*) через 18 мес культивирования. Масштабная линейка — 1 см.



Продолжение таблицы.

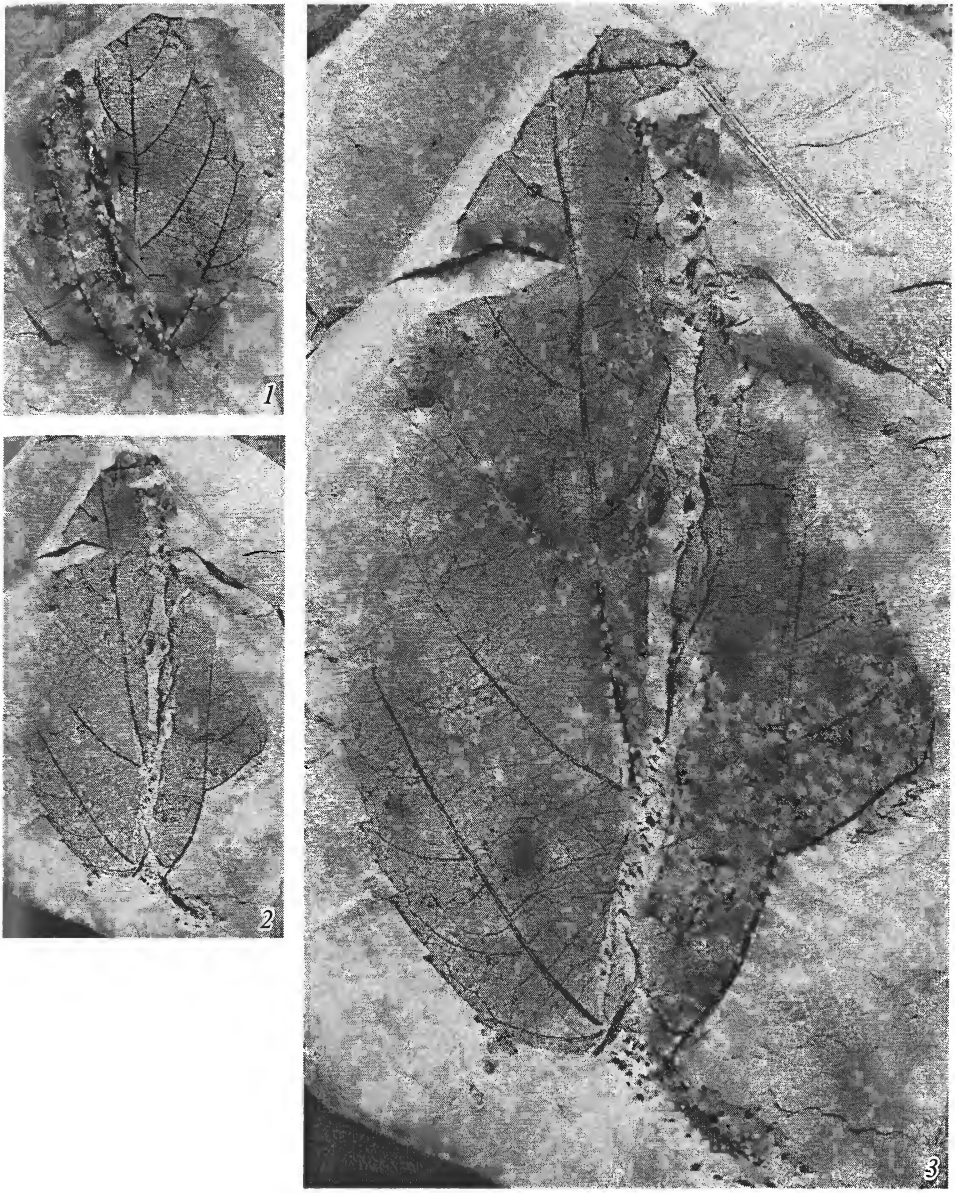


Таблица I. *Pteroceltis sinensis* (*1—3*) из нижнего палеоцена Уюня (северо-восток Китая).
1 — противоотпечаток 52377А, *2* — отпечаток 52377, *3* — отпечаток 52377, голотип, ×2.5.

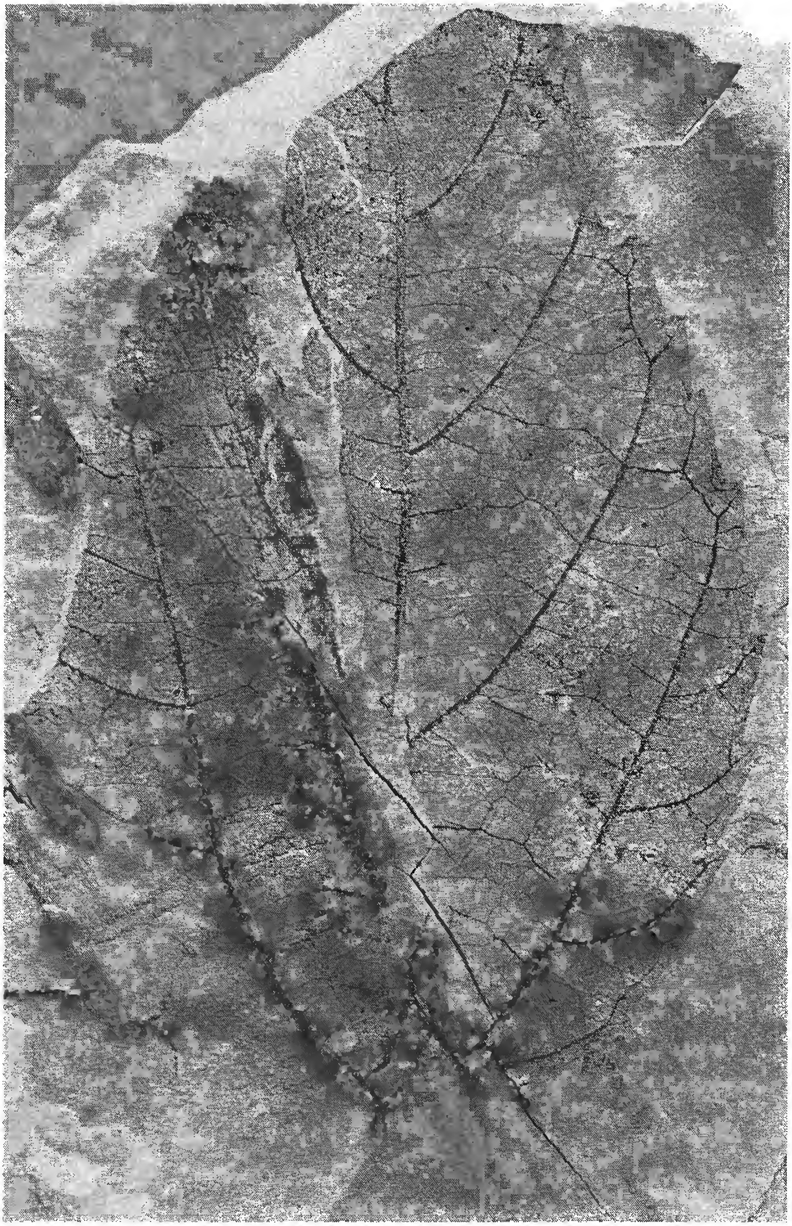


Таблица II. *Pteroceltis sinensis* из нижнего палеоцена Уюня (северо-восток Китая). Противоотпечаток 52377А, ×3.

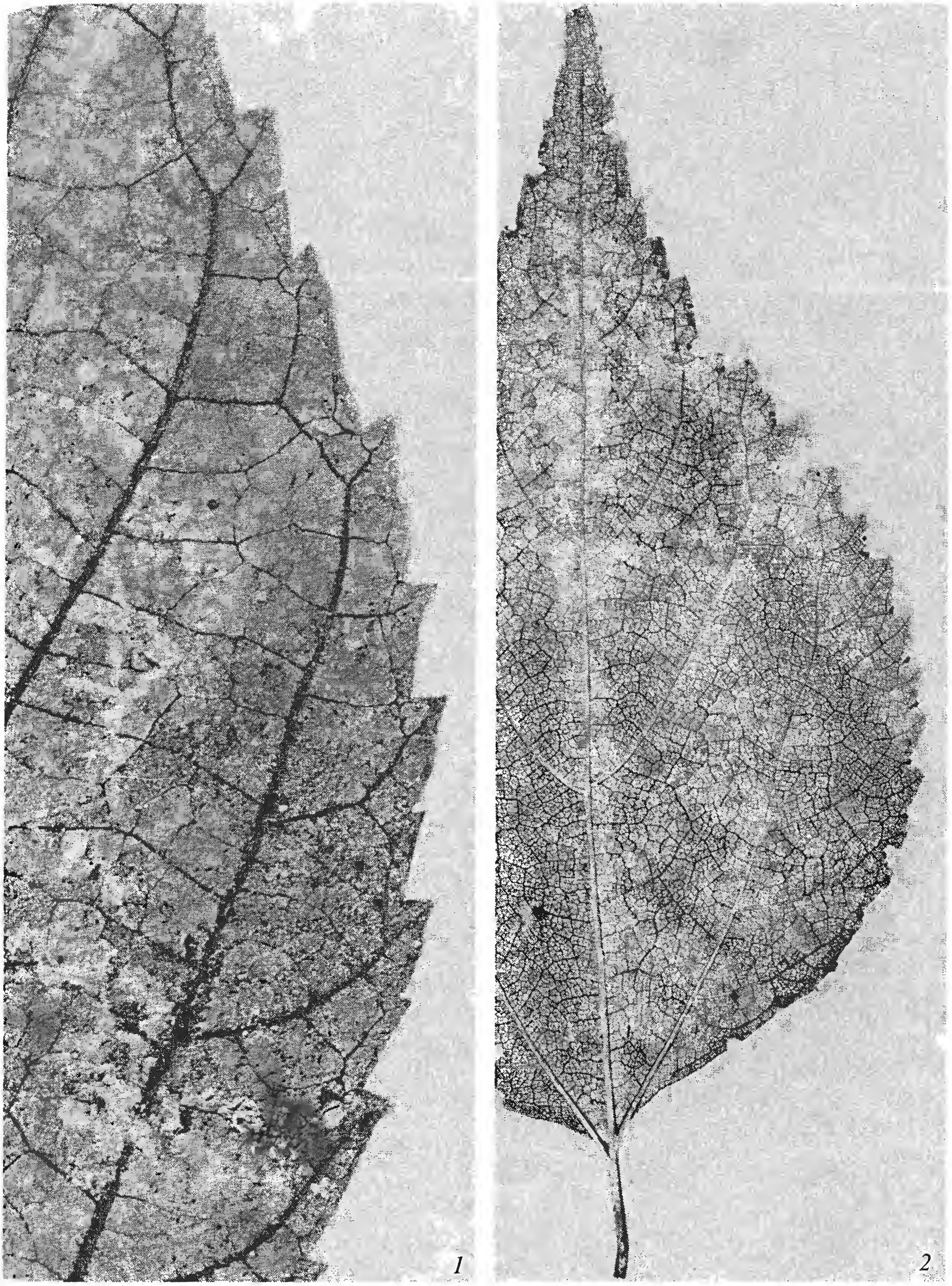


Таблица III. *Pteroceltis sinensis* (*1*) из нижнего палеоцена Уюня (северо-восток Китая) и современный *Pteroceltis tatarinovii* (*2*) из Ботанического сада Института ботаники АН КНР, Пекин.

1 — противоотпечаток 52377А, фрагмент, ×7.2; *2* — часть листа.

К ст. Е. О. Пуниной и Д. В. Гельтмана, с. 1081

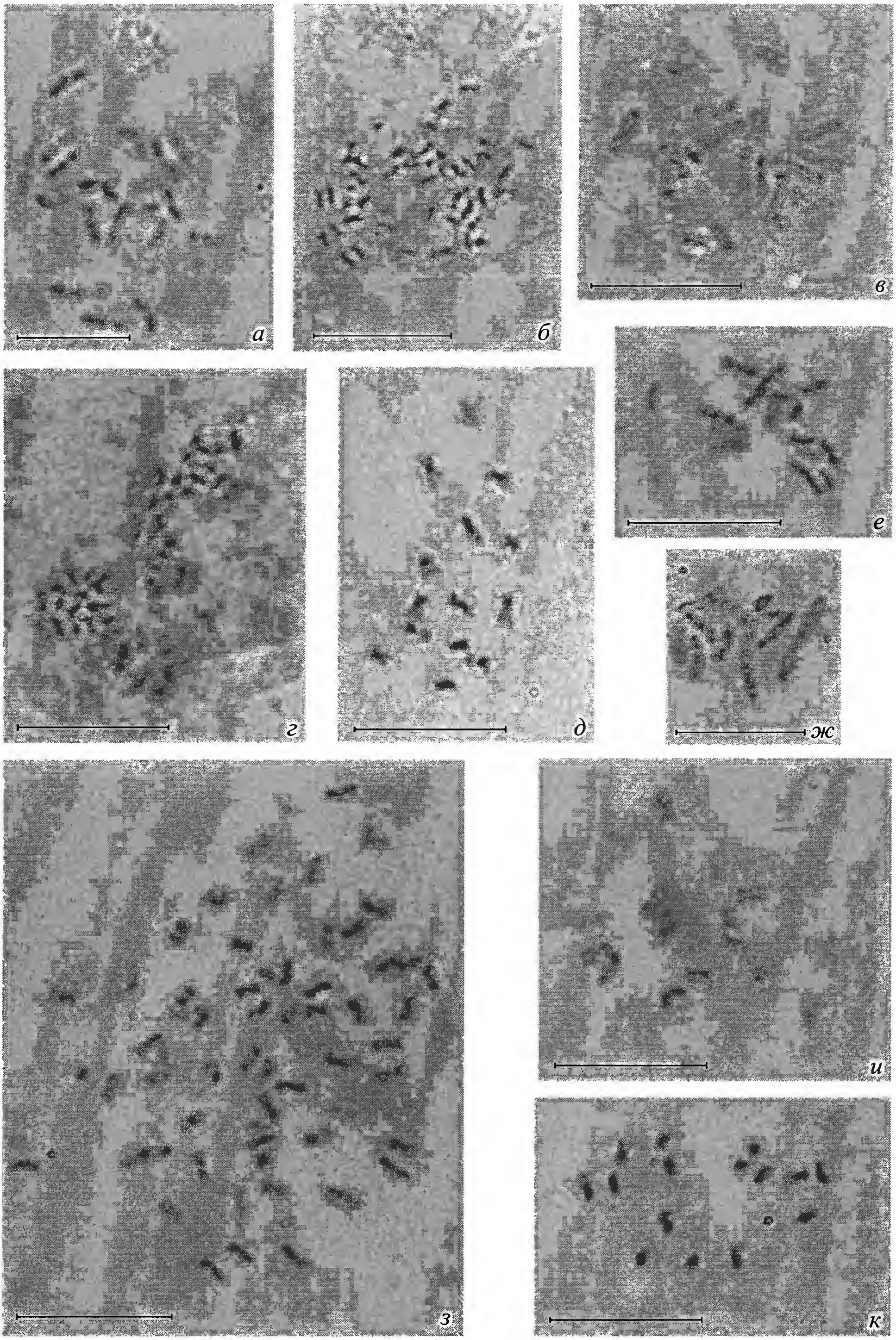


Таблица. Метафазные хромосомы видов рода *Euphorbia*.

а — *E. myrsinites*, *б* — *E. virgata*, *в* — *E. pilosa*, *г* — *E. iberica*, *д* — *E. stricta*, *е* — *E. condylocarpa*, *ж* — *E. squamosa*, *з* — *E. uralensis*, *и* — *E. seguierana*, *к* — *E. eugeniae*. Масштабная линейка — 10 мкм.

Всхожесть семян ивовых после хранения при различных температурных режимах

Salix khokhrjakovii — созревание в начале июля, сбор 15 VII 2006, OKB

t хранения	T +18—20 °C				T +5 °				T −18 °C		
СХ, дни	3	11	18	24	18	45	76	127			
НП	2	2	2	0	2	3	2	2			
ДП	2	2	2	0	1	2	3	2			
Всхожесть	34 ± 4	12 ± 0	3 ± 2	0	6 ± 1	10 ± 2	5 ± 2	5 ± 1			

Salix tschuktschorum — созревание в конце июля—середине августа, сбор 27 VIII 2004, OKB

t хранения	T +18—20 °C				T +5 °				T −18 °C		
СХ, дни	7	10	182	210	178	215	326	578	178	591	
НП	2	1	5	4	4	4	3	3	4	3	
ДП	7	6	12	1	15	9	10	6	12	6	
Всхожесть	27 ± 3	39 ± 5	4 ± 2	1 ± 1	24 ± 5	26 ± 5	72 ± 5	22 ± 1	14 ± 4	13 ± 3	

Salix reticulata — созревание в середине—конце августа, сбор 27 VIII 2004, OKB

t хранения	T +18—20 °C				T +5 °				T −18 °C		
СХ, дни	7	182			168	211	439	578			
НП	2	6			4	3	4	4			
ДП	4	18			15	14	14	5			
Всхожесть	7 ± 2	5 ± 2			9 ± 2	21 ± 6	27 ± 6	16 ± 2			

Salix sphenophylla — созревание в середине июля—середине сентября, сбор 22 VII 2004, ОП

t хранения	T +18—20 °C				T +5 °				T −18 °C		
СХ, дни	3	44	236		218	475	621	823	210	626	
НП	2	8	0		3	3	3	4	2	3	
ДП	13	2	0		15	12	7	4	14	6	
Всхожесть	20 ± 3	7 ± 2	0		23 ± 4	18 ± 2	79 ± 2	60 ± 2	7 ± 1	10 ± 3	

Продолжение таблицы

Salix arctica — созревание с конца августа по конец сентября, сбор 28 IX 2003, ОП

t хранения	T +18—20 °C				T +5 °				T −18 °C		
СХ, дни	9	189			142	645	914				
НП	3	3			3	1	3				
ДП	1	2			4	10	6				
Всхожесть	94 ± 3	81 ± 2			90 ± 4	86 ± 5	88 ± 2				

Salix lanata — созревание в начале июня—начале июля, сбор 04 VII 2005, ОП

t хранения	T +18—20 °C				T +5 °				T −18 °C		
СХ, дни	7	38			38	127			144	266	503
НП	1	0			2	0			2	2	2
ДП	2	0			2	0			2	1	1
Всхожесть	74 ± 4	0			17 ± 5	0			72 ± 3	74 ± 4	62 ± 6

Продолжение таблицы

Salix dshugdshurica **— созревание в начале—середине июля, сбор 08 VII 2005, ОП**

t хранения	T +18—20 °C				T +5 °				T −18 °C		
СХ, дни	3	7	34		34	123	262	499	140	262	499
НП	2	2	0		2	2	2	2	2	2	2
ДП	2	1	0		2	4	7	1	2	3	2
Всхожесть	95 ± 2	56 ± 3	0		95 ± 1	29 ± 4	20 ± 4	1 ± 1	90 ± 2	79 ± 4	65 ± 2

Salix udensis **— созревание в начале—середине июля, сбор 10 VII 2004, ОП**

t хранения	T +18—20 °C				T +5 °				T −18 °C		
СХ, дни	2	8	15	74	18	74	155	214	155	214	638
НП	2	2	2	0	1	2	2	3	1	3	2
ДП	1	1	1	0	1	3	2	2	3	1	2
Всхожесть	90 ± 4	67 ± 2	6 ± 1	0	25 ± 3	25 ± 3	11 ± 2	1 ± 1	94 ± 3	90 ± 2	65 ± 3

Salix shwerinii **— созревание в начале—середине июля, сбор 10 VII 2004, ОП**

t хранения	T +18—20 °C				T +5 °				T −18 °C		
СХ, дни	2	8	15	74	18	31	74	155	58	155	214
НП	2	2	1	0	2	1	2	2	1	1	3
ДП	1	1	1	0	1	1	3	2	2	4	1
Всхожесть	79 ± 4	49 ± 5	9 ± 2	0	11 ± 3	13 ± 5	22 ± 2	3 ± 1	79 ± 4	63 ± 8	73 ± 3

Salix bebbiana **— созревание в середине июля, сбор 14 VII 2004, ВК**

t хранения	T +18—20 °C				T +5 °				T −18 °C		
СХ, дни	2	14	57		14	70	210	367	54	210	635
НП	2	1	0		2	3	3	0	1	1	2
ДП	1	1	0		1	4	2	0	2	3	2
Всхожесть	89 ± 2	56 ± 2	0		80 ± 6	57 ± 6	33 ± 6	0	71 ± 4	92 ± 3	60 ± 4

Salix fuscescens **— созревание в середине—конце июля, сбор 14 VII 2006, ОП**

t хранения	T +18—20 °C				T +5 °				T −18 °C		
СХ, дни	5	11	19	23	23	46	83	128	87	128	
НП	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	
ДП	3	2	1	0	1	2	1	2	1	2	
Всхожесть	34 ± 5	21 ± 5	2 ± 1	0	57 ± 3	32 ± 4	31 ± 8	43 ± 4	21 ± 4	25 ± 2	

Salix krylovii **— созревание в середине—конце июля, сбор 22 VII 2004, ОП**

t хранения	T +18—20 °C				T +5 °				T −18 °C		
СХ, дни	2	18	61		44	61	205	250			
НП	2	2	0		2	2	3	2			
ДП	1	3	0		1	2	2	2			
Всхожесть	92 ± 3	6 ± 1	0		19 ± 4	23 ± 4	4 ± 0	6 ± 1			

Продолжение таблицы

Salix saxatilis — созревание в середине—конце июля, сбор 22 VII 2004, ОП

t хранения	Т +18—20 °С				Т +5 °				Т −18 °С		
СХ, дни	2	18	44		44	62	205		63	208	627
НП	2	2	0		2	2	2		2	2	2
ДП	1	2	0		1	2	3		1	4	1
Всхожесть	93 ± 3	38 ± 4	0		38 ± 8	50 ± 6	11 ± 2		90 ± 4	73 ± 3	71 ± 4

Salix hastata — созревание в середине—конце июля, сбор 22 VII 2004, ОП

t хранения	Т +18—20 °С				Т +5 °				Т −18 °С		
СХ, дни	3	18	22		44	62	205		63	360	627
НП	2	2	0		2	3	0		1	1	2
ДП	1	1	0		1	4	0		1	1	1
Всхожесть	92 ± 2	1 ± 1	0		17 ± 2	10 ± 2	0		93 ± 1	90 ± 4	95 ± 1

Populus suaveolens — созревание в конце июля—начале августа, сбор 31 VII 2003, ОП

t хранения	Т +18—20 °С				Т +5 °				Т −18 °С		
СХ, дни	4	231	410		190	566	831	969			
НП	1	3	0		4	4	4	4			
ДП	2	6	0		4	8	4	4			
Всхожесть	89 ± 3	49 ± 7	0		99 ± 1	95 ± 2	85 ± 2	85 ± 3			

Chosenia arbutifolia — созревание в начале—середине августа, сбор 11 VIII 2004, ОП

t хранения	Т +18—20 °С				Т +5 °				Т −18 °С		
СХ, дни	2	40	63	191	71	184	339	594	190	339	607
НП	1	2	1	0	1	3	1	2	1	1	2
ДП	1	4	3	0	2	1	1	2	3	1	1
Всхожесть	91 ± 4	79 ± 2	20 ± 5	0	87 ± 2	88 ± 2	24 ± 4	89 ± 4	86 ± 4	74 ± 1	92 ± 3

Salix pseudopentandra — созревание в течение августа, сбор 04 VIII 2005, ВК

t хранения	Т +18—20 °С				Т +5 °				Т −18 °С		
СХ, дни	5	96			96	236	445		103	249	
НП	3	0			5	4	4		3	3	
ДП	5	0			8	5	3		10	5	
Всхожесть	40 ± 5	0			31 ± 1	61 ± 2	69 ± 5		21 ± 2	28 ± 5	

Salix pulchra — созревание с конца августа по конец сентября, сбор 08 IX 2002, ОП

t хранения	Т +18—20 °С				Т +5 °				Т −18 °С		
СХ, дни	19	37	153	752	153	527	752	903	752	894	1310
НП	7	3	3	0	3	4	3	3	3	3	3
ДП	8	3	6	0	7	4	7	12	5	12	5
Всхожесть	89 ± 2	98 ± 0	63 ± 3	0	91 ± 2	81 ± 2	62 ± 6	11 ± 3	92 ± 3	73 ± 5	71 ± 2

Примечание. СХ — срок хранения, НП — начало прорастания (дни от начала опыта), ДП — длительность прорастания (дни от начала прорастания). Места сбора семян: ОП — побережье Охотского моря, ВК — верховья р. Колымы, ОКВ — Охотско-Колымский водораздел.

Особенности прорастания семян ивовых и их жизнеспособность в связи с экологической приуроченностью вида и сроками созревания семян. Все виды, обсуждаемые в данной статье, по экологической приуроченности разделены на 2 группы.

I. Виды, произрастающие преимущественно в горных тундрах и гольцовом поясе и изредка встречающиеся в лесном поясе.

II. Виды, произрастающие в основном в лесном поясе и иногда заходящие в горные тундры.

К I группе относятся 7 видов: *Salix phlebophylla* Anderss., *S. arctica* Pall., *S. magadanensis*, *S. sphenophylla*, *S. reticulata*, *S. tschuktschorum*, *S. khokhrjakovii*. Это простратные или невысокие до 0.5 (1) метра выс. кустарники. *S. arctica* и *S. reticulata* предпочитают увлажненные моховые и кустарничковые тундры. Остальные виды более обычны на сухих каменистых или щебнистых слабозадернованных склонах и плато.

Известно, что семена многих арктических и альпийских видов ив находятся в состоянии неглубокого физиологического покоя, медленно прорастают при комнатной температуре и сравнительно долго сохраняют жизнеспособность при хранении (Попцов, Буч, 1952; Скворцов, 1968; Беляева и др., 2003). Холодная стратификация указывается как способ повышения всхожести для семян некоторых арктических видов ив (Juntilla, 1976).

Утверждение о затрудненном прорастании семян оказалось в той или иной степени верно для 5 видов. Семена *S. magadanensis*, *S. sphenophylla*, *S. phlebophylla*, *S. reticulata и S. tschuktschorum* находятся в состоянии неглубокого покоя. Холодная стратификация в различной степени стимулировала прорастание семян *S. sphenophylla* (с 20 до 81 %), *S. magadanensis* (с 45 до 64 %), *S. reticulata* и *S. tschuktschorum* (всхожесть семян этих двух видов повысилась незначительно, сократился период прорастания). Интересно отметить тот факт, что после различных сроков хранения при +5 °С повышается всхожесть семян *S. sphenophylla* и *S. tschuktschorum* (см. таблицу). Вероятно, хранение сухих семян при низкой положительной температуре способствует выходу их из покоя.

Сроки потери жизнеспособности семенами *S. sphenophylla*, *S. magadanensis*, *S. phlebophylla*, *S. reticulata* и *S. tschuktschorum* установить точно не удалось вследствие затрудненного прорастания. Однако известно, что некоторая часть семян *S. reticulata* и *S. tschuktschorum* сохраняет жизнеспособность через 6 мес хранения при +18—20 °С и через год при +5 °С. Часть семян *S. sphenophylla* сохраняет жизнеспособность через 1.5 мес хранения при +18—20 °С и более 1.5 лет при +5 °С (см. таблицу).

Семена *S. phlebophylla* (созревают в середине августа, собраны 14 VIII 2004) до наступления морозов хранились при низкой положительной температуре, затем в неотапливаемом помещении. По результатам опыта (поставлен 18 II 2005), количество нормальных проростков составило 20 ± 2 %, недоразвитых — 21 ± 5 %. Небольшая часть непроросших семян выглядела жизнеспособной. Несмотря на низкую всхожесть, семена *S. phlebophylla* могут сохранять ее в течение 1.5 лет при +5 °С. С февраля 2005 г. семена хранились при +5 °С и в дальнейшем (ноябрь 2005) их всхожесть составила 12 ± 4 % и (март 2006) — 14 ± 2 %.

Семена *S. magadanensis*, созревающие в течение всего августа, могут храниться в течение нескольких лет при +5 °С. Через 8 мес хранения при +5 °С всхожесть семян сбора 2000 г. составила 75 ± 4, а через 1.5 года хранения снизилась до 24 ± 1 %. После 2.5 лет хранения семена показали всхожесть 45 ± 4, а после стратификации в течение месяца — 64 ± 4 %. Через 4.5 года хранения всхожесть семян упала до 10 ± 2, через 5 лет — до 5 ± 3 %.

Затрудненное прорастание семян является, вероятно, приспособлением, препятствующим появлению всходов вскоре после созревания. Семена большинства видов ив, произрастающих в горной тундре, созревают в августе, незадолго до окончания вегетационного периода. Бóльшая часть семян прорастает на следующий год. Способность семян ив к сравнительно длительному сохранению жизнеспособности необходима для их успешной перезимовки (Juntilla, 1976).

Семена почти всех ив, произрастающих в горной тундре, способны сохранять жизнеспособность при +5 °C в течение года и более. Исключением являются семена *S. khokhrjakovii*, созревающие в первой декаде июля. Семена этого вида прорастали в течение 3—4 сут и очень быстро теряли всхожесть при хранении (см. таблицу).

Семена *S. arctica*, созревающие в сентябре, показали высокую всхожесть вскоре после созревания и сохраняли ее более 2 лет при +5 °C (см. таблицу). Высокая всхожесть свежих семян, возможно, связана с очень поздним созреванием семян и малой вероятностью их прорастания в сентябре в условиях североохотского побережья. Этот факт нуждается в более подробном изучении.

Виды II группы представляют собой деревья и кустарники, встречающиеся преимущественно в лесном поясе. *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts. и *Populus suaveolens* Fisch. — деревья, типичные лесообразующие породы пойменных лесов, редко встречающиеся вне поймы. *Salix udensis* Trautv. et C. A. Mey., *S. schwerinii* E. Wolf, *S. bebbiana* Sarg., *S. pseudopentandra* являются небольшими деревьями или высокими кустарниками. Произрастают в основном в долинах и низкогорьях, не поднимаясь выше границы лесного пояса. *S. udensis* и *S. schwerinii* встречаются преимущественно в долинах рек и ручьев, *S. bebbiana* предпочитает более сухие места, а *S. pseudopentandra* обычна по краям пойменных ивняков на болотах и сырых лугах. *S. hastata* L., *S. krylovii* E. Wolf, *S. fuscescens* Anderss., *S. saxatilis* Turcz. ex Ledeb. — невысокие кустарники, произрастающие преимущественно в долинах небольших рек и ручьев в лесном поясе, но поднимающиеся и до гольцового пояса. *S. hastata*, *S. krylovii* и *S. saxatilis* образуют заросли в местах с проточным увлажнением. *S. fuscescens* обычна на болотах. *S. pulchra*, *S. lanata* L., *S. dshugdshurica* A. Skvorts. представляют собой высокие кустарники, встречающиеся по краям наледных полян и на заболоченных участках в лесном поясе и иногда поднимающиеся до гольцового пояса.

Свежие семена всех вышеперечисленных видов, кроме *S. pulchra* и *S. pseudopentandra*, созревающих соответственно в сентябре и в августе, прорастали в течение 2—4 сут. и имели высокую всхожесть.

В пределах этой группы видов хорошо заметна уже отмечавшаяся в литературе (Скворцов, 1968; Горобец, 1973) связь продолжительности жизни семян ивовых со сроками их созревания. Из таблицы видно, что все виды, созревающие до 30 июля, при температуре +18—20 °C теряют жизнеспособность в течение 30 дней.

Интересно, что семена *S. lanata* (в числе других арктических ив) могут в природных условиях сохранять всхожесть до следующего сезона (Скворцов, 1968). По другим сведениям (Полозова, 1974; Ходачек, 1993), для семян этого вида характерны раннее созревание семян и быстрая потеря жизнеспособности. В наших опытах семена, созревающие в конце июня—начале июля, теряли жизнеспособность в течение 1 мес при +18—20 °C и через 4 мес хранения при +5 °C (см. таблицу).

Семена *S. pseudopentandra*, созревающие в течение августа, через 5 дней после сбора показали невысокую всхожесть (40 %). Оставшиеся семена выглядели жизнеспособными, но не прорастали. При +5 °C семена сохраняют жизнеспособность в течение года и более. Срок полной потери жизнеспособности семенами при +18—20 °C составляет около 3 мес. Семена *S. pseudopentandra* сбора 04 VIII 2005 (см. таблицу) полностью погибли через 96 дней хранения при +18—20 °C; всхожесть семян, собранных 26 VIII 2005, через 82 дня составила всего 4 %. Всхожесть семян повышается после нескольких месяцев хранения (см. таблицу), а также после стратификации при +5 °С в течение 1.5 мес (с 28 до 99 %), т. е. по особенностям прорастания семена этого вида похожи на семена горно-тундровых ив. Вероятно, это связано с некоторыми особенностями характерных для этого вида местообитаний. На сырых лугах и болотах, где обычно произрастает *S. pseudopentandra*, к августу формируется мощный травяной или моховой покров, препятствующий укоренению проростков. Так же как и у *S. pentandra* (Валягина-Малютина, 2004), затрудненное прорастание свежих семян *S. pseudopentandra* обеспечивает появление основной массы проростков на следующий год после созревания.

Семена *Chosenia arbutifolia* и *Populus suaveolens* имеют высокую всхожесть сразу после созревания. На галечных косах низкой поймы, представляющих собой наиболее обычные местообитания этих видов, нет густой растительности, препятствующей появлению всходов. Бóльшая часть семян этих видов прорастает вскоре после созревания (Нечаев, 1967). Несмотря на это, созревающие в начале-середине августа на североохотском побережье семена *C. arbutifolia* и *P. suaveolens* сохраняют жизнеспособность выше 50 % в течение 1.5—2 мес при +18—20 °С и более 1.5 лет при +5 °С. Опыты с разными образцами семян *P. suaveolens* выявили большие различия в продолжительности жизнеспособности семян. Семена, собранные в верховьях р. Колымы в начале июля, полностью потеряли жизнеспособность через месяц хранения в температурных условиях, близких к естественным. Семена этого же вида, собранные 11 августа в окрестностях Магадана, через 2 мес хранения при +18—20 °С имели всхожесть всего 3 ± 1 %. В то же время семена, собранные с отдельно стоящего тополя в окрестностях пос. Палатка, в 60 км от места предыдущего сбора, через 7 мес хранения при +18—20 °С сохраняли всхожесть около 50 % (см. таблицу). Различия могут быть связаны как с разницей сроков и условий сбора, так и с индивидуальными особенностями деревьев.

Всхожесть созревающих в сентябре семян *S. pulchra* вскоре после сбора была высокой (89 %), но они прорастали в течение 15 дней (см. таблицу). Стратификация при +5 °С в течение 20 дней сократила период прорастания до 3 дней и повысила всхожесть до 100 %. Семена сохраняют всхожесть выше 60 % в течение 5—6 мес хранения при +18—20 °С и даже после 2 лет при +5 °С. Семена *S. pulchra* сохраняют жизнеспособность, перезимовывая в раскрытых коробочках в естественных условиях. В окрестностях г. Сусумана в апреле 2005 г. были собраны семена *S. pulchra*, перезимовавшие на ветвях. 31 V 2005, после 1 мес хранения при +5 °С, их всхожесть составила 31 %. Отметим, что зимой в г. Сусумане нередки температуры –45—50 °С. Е. А. Ходачек (1993) для этого вида указывает раннее созревание семян и полную потерю жизнеспособности при хранении в лабораторных условиях в течение 7 мес. Видимо, различия связаны с разными сроками созревания семян вида в разных частях ареала.

Обобщая данные по обеим группам, можно сказать, что семена большинства горнотундровых ив (созревающие в августе) имеют низкую всхожесть вскоре после созревания, которая повышается после стратификации или хранения при +5 °С, и сохраняют жизнеспособность более года при +5 °С. Эти особенности обеспечивают задержку прорастания семян до следующего сезона. Исключением являются семена 2 видов. Семена *S. khokhrjakovii*, созревающие значительно раньше остальных (в начале июля), очень быстро теряют жизнеспособность. Вероятно, в природе семена этой ивы прорастают сразу после созревания. Поздно созревающие (в сентябре) семена *S. arctica* имеют высокую всхожесть сразу после созревания и наибольшую в этой группе продолжительность сохранения жизнеспособности при

+5 °C и при +18—20 °C. Вероятно, семена этого вида прорастают весной следующего года, однако задержка появления проростков обеспечивается не замедленным прорастанием семян, а низкими температурами в период их созревания.

Во II группе семена всех видов, кроме *S. pseudopentandra*, хорошо прорастают как вскоре после созревания, так и после различных сроков хранения. Здесь более четко по сравнению с горнотундровыми ивами выражена связь между сроками созревания семян и их жизнеспособностью.

Семена *Salix udensis*, *S. schwerinii*, *S. bebbiana*, *S. hastata*, *S. krylovii*, *S. fuscescens*, *S. saxatilis*, *S. lanata* и *S. dshugdshurica*, созревающие в начале лета (конце июня—начале июня), быстро теряют жизнеспособность — в течение 1 мес при +18—20 °C и в течение 2—3 (отдельные виды до 6—8) мес при +5 °C (см. таблицу).

Семена *S. pseudopentandra*, *C. arbutifolia* и *P. suaveolens*, созревающие в августе, могут храниться 1.5—2 (отдельные образцы до 7) мес при +18—20 °C и более года при +5 °C (см. таблицу).

Семена *S. pulchra*, созревающие в сентябре, имеют наибольшую во II группе продолжительность сохранения жизнеспособности при всех режимах хранения.

Хранение семян ивовых при различных температурных режимах. Хранение семян ивовых при +18—20 °C нецелесообразно. Семена всех изученных видов теряют жизнеспособность в течение нескольких месяцев (от 1 до 7—8) и не могут храниться при этой температуре до следующего вегетационного сезона. Возможно лишь кратковременное хранение семян, созревающих во второй половине лета.

При +5 °C всхожесть семян видов, созревающих рано (приблизительно до конца июля), через 2—3 мес хранения составляет менее 50 %. Семена, созревающие в августе—сентябре, сохраняют высокую жизнеспособность в течение года и более. Поэтому для хранения поздно созревающих семян ивовых в течение небольших сроков (не более года) температура +5 °C является оптимальной, так как отсутствует травмирование семян при замораживании.

Оптимальной температурой для длительного хранения семян всех изученных видов ивовых является –18 °C. Для семян, созревающих в первой половине лета, отрицательная температура является единственно возможной для длительного хранения, так как при положительных температурах они быстро теряют всхожесть. В наших опытах определялась всхожесть семян 12 видов после хранения при –18 °C. Предельные сроки хранения семян ивовых не определены, но существенного снижения всхожести по сравнению со всхожестью свежих семян в процессе хранения не было обнаружено ни у одного из видов в течение всего периода исследований. Однако через 1.5 года хранения при –18 °C отмечены повреждения у небольшой части (2—3 %) семян *C. arbutifolia* и *S. udensis*. Поэтому необходимо дальнейшее изучение возможностей хранения семян ивовых при отрицательных температурах.

Выводы

Факторами, определяющими особенности прорастания и продолжительность жизнеспособности семян ивовых, являются экологическая приуроченность вида и сроки созревания семян.

Семена ив, произрастающих в горных тундрах и гольцовом поясе, а также семена *S. pseudopentandra* вскоре после созревания имеют низкую всхожесть, но сохраняют жизнеспособность в течение года и более при +5 °C (кроме семян *S. khokhrjakovii*, созревающих в начале июля).

Созревающие в первой половине лета семена *S. udensis*, *S. schwerinii*, *S. hastata*, *S. krylovii* и др. полностью прорастают в течение 3—4 дней и теряют жизнеспособность в течение 1 мес при температуре хранения +18—20 °С и 2—3 (реже 6—8) мес при +5 °С.

Созревающие в сентябре семена *S. pulchra* при +18—20 °С сохраняют всхожесть выше 50 % до полугода. По 1.5 мес могут храниться созревающие в августе семена *P. suaveolens* (отдельные образцы до 7 мес), *S. pseudopentandra* и *C. arbutifolia*. При +5 °С семена этих видов сохраняют высокую всхожесть более 2 лет.

Температура –18 °С является оптимальной для длительного хранения семян ивовых.

Благодарности

Выражаю благодарность А. Н. Беркутенко, О. А. Мочаловой, М. Г. Хоревой и Н. В. Синельниковой за сбор образцов семян и ценные советы при подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляева И. В., Семкина Л. А., Епанчинцева О. В. Аркто-монтанные ивы в культуре на Среднем Урале. Екатеринбург, 2003. 87 с.

Буч Т. Г. Опыт хранения семян, быстро теряющих всхожесть // Лесное хозяйство. 1957. № 8. С. 81—82.

Буч Т. Г. Режим хранения семян ивовых в связи с их биологическими особенностями: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1961. 18 с.

Валягина-Малютина Е. Т. Ивы европейской части России. М., 2004. 217 с.

Горобец А. М. Экспериментально-экологическое изучение прорастания семян. 1. Прорастание семян *Salix pentandra* L. // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. 1973. № 9. С. 59—64.

Недолужко В. А. *Salicaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 145—212.

Нечаев А. П. Семенное возобновление ивовых на галечниках р. Буреи // Лесоведение. 1967. № 1. С. 54—63.

Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л., 1985. 346 с.

Полозова Т. Г. Некоторые данные о всхожести семян тундровых растений Западного Таймыра // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 4. С. 588—592.

Попцов А. В., Буч Т. Г. О факторах, способствующих сохранению всхожести семенами ивы // Докл. АН СССР. 1952. Т. 83. № 3. С. 489—492.

Ситникова О. А. О причинах быстрой потери всхожести семян тополя и ивы // Докл. АН СССР. 1950. № 4. С. 719—721.

Скворцов А. К. Ивы СССР. М., 1968. 262 с.

Ходачек Е. А. Особенности прорастания семян арктических растений (Западный Таймыр) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 15—27.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Янишевский Д. Е., Первухина Н. В. Увеличение продолжительности жизни быстро теряющих всхожесть семян // Сов. бот. 1941. № 3. С. 80—86.

Juntilla O. Seed germination and viability in five *Salix* species // Astarte. 1976. Vol. 6. P. 19—24.

Karrenberg S., Suter M. Phenotypic trade-offs in the sexual reproduction of *Salicaceae* from flood plains // Amer. J. Bot. 2003. Vol. 90. N 5. P. 749—754.

Maroder H. L., Prego I. A., Facciuto G. R., Maldonado S. B. Storage behaviour of *Salix alba* and *Salix matsudana* seed // Ann. Bot. 2000. Vol. 86. N 5. P. 1017—1021.

Young J. A., Young Ch. J. Seeds of woody plants in North America. Portland, 1992. 407 p.

SUMMARY

The germination peculiarities and seed viability of 18 *Salix* species, *Populus suaveolens* and *Chosenia arbutifolia*, growing in Russian Northern Far East were studied. Seeds were germinated after various time of storage at 3 temperature regimes: +18...+20 °C, +5 °C and –18 °C. The seeds of most arc-

talpine willow species (*S. sphenophylla*, *S. reticulata*, *S. tschuktschorum*, *S. phlebophylla*), and seeds of *S. pseudopentandra* are in slight dormant. The dormancy could be eliminated by stratification at +5 °C. Their seeds ripen in August. The seeds of *S. arctica* are an exception, they mature in September, with germination percent of fresh seeds being 90 %. The seeds of other species germinated during 1—4 days at +18...+20 °C, their germination percent was 75—100 %.

The correlation between date of maturing and seeds longevity was found. The seeds ripening before the end of July (*Salix udensis*, *S. schwerinii*, *S. bebbiana*, *S. hastata*, *S. krylovii*, *S. fuscescens*, *S. saxatilis*, *S. lanata*, *S. dschugdshurica*, *S. khokhrjakovii*) completely die in a month at +18...+20 °C. The seeds ripening in Augus (*Chosenia arbutifolia*, *Populus suaveolens*, *Salix pseudopentandra*), may be viable for a month at +18...+20 °C, and for a year at +5 °C without essential loss of germination. The seeds of *S. pulchra*, and *S. arctica* ripening in September may be stored for 6 months at +18...+20 °C and 2 years in +5 °C. The seeds of *S. sphenophylla*, *S. reticulata*, *S. tschuktschorum*, *S. phlebophylla* die in several months at +18...+20 °C, and may be viable after a year at +5 °C. The germination of 5 % seeds after keeping during 5 years at +5 °C was noted for *S. magadanensis*. The temperature –18 °C is optimal for keeping of the seeds of all studied *Salicaceae*.

УДК 581.14 (582.594.1)

Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 7

© Е. В. Андронова, Ж. В. Ивасенко, Н. А. Федорова

ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ И ТЕМПЫ РАЗВИТИЯ СЕЯНЦЕВ *DACTYLORHIZA MACULATA* S. L. В КУЛЬТУРЕ *IN VITRO*

E. V. ANDRONOVA, Z. V. IVASENKO, N. A. FEODOROVA. VIABILITY AND RATES OF SEEDLING DEVELOPMENT IN *DACTYLORHIZA MACULATA* S. L. *IN VITRO*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234 45 12
E-mail: Elena.Andronova@mail.ru

Поступила 15.09.2006

В результате проведенного исследования по проращиванию семян и культивированию потомков выявлена высокая гетерогенность семенного потомства 12 растений одной ценопопуляции *Dactylorhiza maculata* s. l. по темпам развития и жизнеспособности сеянцев в культуре *in vitro*. Жизнеспособное потомство получено только из семян нижнего и среднего яруса соцветия 9 из 12 изучаемых растений. Семена из верхнего яруса соцветия практически всех используемых в эксперименте растений были нежизнеспособными. Растения разных образцов различались временем начала корнеобразования и длиной листьев и корней. Только через 29 мес культивирования средние морфометрические показатели растений изученных образцов выровнялись, но гетерогенность потомков внутри одного образца увеличилась. Сделано заключение, что сеянцам, развивающимся в культуре *in vitro*, до достижения стадии сформированного растения необходимо различное календарное время.

Ключевые слова: орхидные, *Dactylorhiza*, культура *in vitro*, жизнеспособность семян, темпы развития растений.

Впервые метод асимбиотического проращивания семян и культивирования растений тропических видов орхидных *in vitro* был предложен L. Knudson (1922). Позднее были разработаны методики для получения сеянцев орхидных умеренной зоны (Fast, 1982). Виды рода *Dactylorhiza* введены в культуру во многих европейских странах (Stoutamire, 1974; Harvais, 1972; Fast, 1978), в том числе в России (Батыгина, Васильева, 1979, 1980, 2002; Андронова и др., 2000; Мамаев и др., 2004; Широков и др., 2005). Некоторые из них стали модельными объектами для изучения морфогенеза проростка в культуре *in vitro*. В настоящее время ранние этапы развития этих растений изучены достаточно подробно. В то же время некоторые вопросы, касающиеся биологии развития и семенного размножения орхидных, все еще остаются недостаточно изученными. Особенно слабоизученной является проблема жизнеспособности семенного потомства разных растений внутри ценопопуляции, как в экспериментальных условиях, так и при естественном произрастании. В настоящей статье обсуждаются результаты изучения жизнеспособности семян и проростков *Dactylorhiza maculata* s. l. и темы развития потомков разных растений одной из ценопопуляций, произрастающих в Ленинградской обл., в культуре *in vitro*. В последующей публикации планируется рассмотреть вопросы жизнеспособности семенного потомства разных растений после высадки их из условий культуры *in vitro* в нестерильный субстрат и естественные места произрастания.

Материал и методика

Объект настоящего исследования принадлежит к полиморфному виду *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (sect. *Dactylorhiza*, subsect. *Maculatae* (Parl.) Aver.).

Сбор семян проводился в начале августа 2000 г. с растений, произрастающих на территории Приладожской научной станции С.-Петербургского государствен-

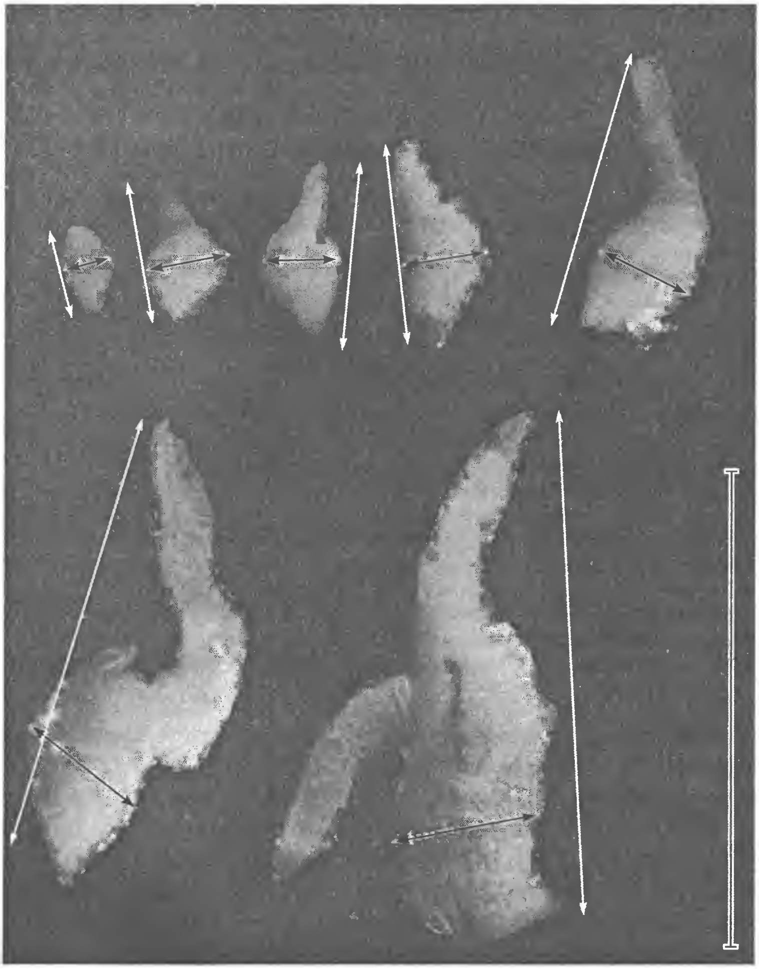


Рис. 1. Растения через 8 мес культивирования.

Длина растений — белая стрелка, ширина утолщенного базального органа — черная стрелка. Масштабная линейка — 1 см.

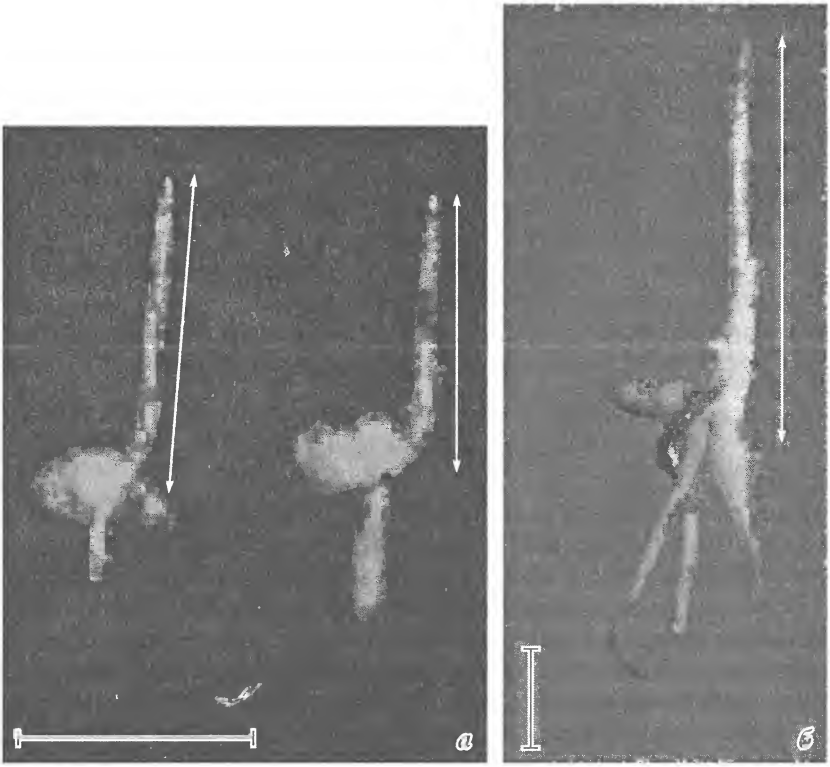


Рис. 2. Растения через 13 (*а*) и 18 (*б*) мес культивирования.

Длина растения от основания побега до верхушки самого длинного листа — белая стрелка. Масштабная линейка — 1 см.

ного университета (СПбГУ) (Приозерский р-н Ленинградской обл.). Ценопопуляция произрастает в осиннике марьянниково-чернично-сфагновом в межсельговом понижении в западной части залива Лехма-Лахти Ладожского озера, в 200 м от берега (Ивасенко, 2003). Общая численность растений данной ценопопуляции составила 80 особей (из них цветущих 37 шт.), процент завязывания плодов варьировал от 24 до 70 % (в среднем 43 %). Таким образом, семена были собраны в достаточно многочисленной ценопопуляции, характеризующейся высоким процентом завязывания плодов.

Свежесобранные незрелые семена (через 45—50 дней от начала цветения) были посеяны на питательную среду Фаста (Fast, 1982). Культуры содержали в темноте до момента прорастания семян и появления протокормов, после чего темновой режим сменялся на световой. Культивирование производилось при комнатной температуре. Пересадку проростков на свежую питательную среду аналогичного состава (среда Фаста) проводили в апреле, в сентябре 2001 г. и в феврале 2002 г.

Задача первого этапа эксперимента заключалась в получении большого числа растений (с помощью методики асимбиотического проращивания семян) для последующей высадки их в нестерильный субстрат. Отбор растений для высадки в течение эксперимента проводили дважды. Растение считалось готовым для высадки, если оно имело сформированный побег и несколько корней.

Оценка темпов роста растений проводилась на основе визуальных и морфометрических характеристик.

В зависимости от стадии культивирования длина растений измерялась по-разному. Длина проростка на этапе 8 мес культивирования соответствует всей длине растения по его апикально-базальной оси (рис. 1). В нее входит не только длина апикальной почки, но и длина запасающего базального органа, сформированного из нескольких (1—3) утолщенных междоузлий первичного побега. Размеры апикальной почки при этом могут изменяться от 0.05 до 2.5 мм. Почка может находиться на начальном этапе своего формирования и иметь вид бугорка или быть более развитой и содержать 1—2 примордия листа.

На этапе 13 мес и позднее длина побега измерялась от основания ортотропного побега до верхушки его самого длинного листа (рис. 2). Длина запасающего базального органа протокорма не учитывалась. К этому времени он занимал в большинстве случаев латеральное положение и его размеры не изменялись.

Результаты исследования

Образцы семян и число растений-потомков, полученных в культуре *in vitro*. Все плоды были собраны с 12 растений и разделены на 6 образцов. Каждый образец семян, в свою очередь, был разделен на 3 варианта: из плодов нижнего (нж), среднего (ср) и верхнего (вх) ярусов соцветия (табл. 1). Тем самым на начальном этапе культивирования анализировали результаты в 18 вариантах опыта.

В ходе культивирования *in vitro* от каждого образца семян было получено различное число сформированных растений с развитым побегом, имеющим несколько листьев, и несколькими корнями. Наибольшее число таких растений (342 шт.) было получено из семян образца *f*, извлеченных из 13 плодов 3 особей. Наименьшее число потомков (18 шт.) — из семян образца ***a***, собранных из 9 плодов 2 растений. Теоретически можно было бы предположить, что чем больше число плодов, тем больше семян будет посеяно из них на питательную среду и тем больше число растений-потомков будет получено в культуре *in vitro*. Как видно из табл. 1, такая зависимость отсутствует. В опыте были выявлены как наиболее продуктивные, так и менее продуктивные образцы. Последние характеризовались большим про-

ТАБЛИЦА 1

Характеристика образцов семян, использованных для посадки на питательную среду, и общее число растений-потомков, полученных из семян в культуре *in vitro* и пересаженных в почвенный субстрат

Название образца	Число растений — доноров семян	Число плодов	Число растений-потомков, полученных в культуре *in vitro* и пересаженных в почвенный субстрат, шт.	Сведения о происхождении полученных растений
a	2	9	18	Получены из семян нижнего яруса соцветия, **потомство семян верхнего и среднего яруса соцветия погибло на ранней стадии развития в культуре**
b	2	12	67	Число могло бы быть выше, если бы не инфекция культуры семян нижнего яруса соцветия
c	3	16	96	В основном потомки семян среднего и нижнего яруса соцветия, **доля потомков семян верхнего яруса соцветия ничтожно мала — 1/47**

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Название образца	Число растений — доноров семян	Число плодов	Число растений-потомков, полученных в культуре *in vitro* и пересаженных в почвенный субстрат, шт.	Сведения о происхождении полученных растений
d	1	8	82	Число могло бы быть выше, но культуры семян верхнего яруса соцветия были инфицированы на ранней стадии развития
e	1	6	53	Потомство получено из семян нижнего яруса соцветия, **проростки из семян среднего и верхнего яруса соцветия погибли на ранних стадиях развития в культуре**
f	3	13	342	Потомство получено из семян нижнего и среднего яруса соцветия, **культуры семян из плодов верхнего яруса погибли на ранних стадиях развития**

центом нежизнеспособных семян или большим процентом нежизнеспособных проростков, которые погибали на разных этапах развития, чаще всего на ранних этапах культивирования. Тем самым, вклад различных растений в процесс семенного воспроизведения данного вида в культуре *in vitro* очень сильно варьировал.

Первые этапы прорастания семян

На первых этапах культивирования происходит набухание семян. При этом семенная кожура может оставаться целой. Постепенно зародыш увеличивается в размерах, сначала только за счет роста растяжением клеток, а затем за счет деления клеток в его апикальной части. Это приводит к тому, что зародыш разрывает семенную кожуру. Проросшим считалось то семя, у которого наблюдался разрыв семенной оболочки, а на протокорме были видны ризоиды.

К концу 1-го месяца культивирования проросло 100 % только в 1 варианте, а в 5 вариантах — 70—80 % семян. К концу 2-го месяца культивирования еще в 2 вариантах процент прорастания достиг 100 %, тогда как в остальных случаях он не изменился.

К концу третьего месяца культивирования ситуация с процентом прорастания семян осталась прежней (табл. 2), поэтому эксперимент по подсчету процента прорастания был закончен и подведен его итог. Процент проросших семян и темпы прорастания семян оказались различными в разных вариантах опыта. Не проросли совсем семена в 5 вариантах, 10 % семян проросли в 3 вариантах, 30 % — в 1 варианте, 70—80 — в 5 вариантах, 100 % — в 3 вариантах. Только в одном из 17 анализируемых вариантов (1 выпал в результате инфекции) все семена проросли в течение 1-го месяца культивирования. В 2 вариантах проросли также все семена, но их прорастание происходило не одновременно, поэтому весь период прорастания был более растянутым и продолжался 2 мес.

К 3-му мес культивирования была отмечена полная или частичная гибель культур в ряде вариантов (табл. 2). Из 6 вариантов посаженных семян из верхнего яруса соцветия наблюдалась полная гибель культур в 3 из них, в 2 вариантах наблюдалась частичная гибель потомства (30 и 90 %). Из 6 вариантов семян из среднего яруса

ТАБЛИЦА 2

Развитие растений в культуре *in vitro* и определение времени их пересадки в почвенный субстрат

Образец, ярус соцветия		Продолжительность развития сеянцев от момента посева в культуру *in vitro*, состояние растений и число растений, высаженных в почвенный субстрат						
		1 мес	2 мес	3 мес	8 мес	13 мес	18 мес	29 мес
a	Нижний	Набухшие семена и несколько протокормов на стадии выхода из семенной кожуры	Несколько протокормов, растут плохо	10 % семян проросли, протокормы на стадии выхода из семенной кожуры	Без изменения	Не высаживались	Растения с корнем, но не высаживались в почвенный субстрат	Высажены в сфагнум 18 растений
	Средний	Набухшие семена	Набухшие семена	Некрозы	—	—	—	—
	Верхний	» »	» »	»	—	—	—	—
b	Нижний	Инфицированы и погибли	—	—	—	—	—	—
	Средний	Равномерное прорастание	Медленный рост	80 % семян проросли, протокормы на стадии выхода из семенной оболочки	Без изменения	Некоторые растения имеют корни, высажено 22 шт.	Не все растения имеют корни, высажено 23 шт.	—
	Верхний	Начало прорастания, набухшие семена и несколько протокормов	70 % прорастание, остальные некрозы	70 % проросли, остальные погибли	Проросли, но большая часть погибла	Описания нет	Растения с корнями, один из корней утолщен, высажено 22 шт.	—
c	Нижний	Большая гетерогенность по стадиям прорастания: семена; набухшие семена; протокормы на стадии выхода из семенной оболочки	Большая гетерогенность, 10 % семян проросли	10 % семян проросли, протокормы на стадии выхода из семенной оболочки	Процент прорастания не изменился	Растения с корнями, высажено 32 шт. (произошло объединение растений-потомков семян нижнего и среднего яруса соцветия)	Растения с корнями, один из корней утолщен, высажено 54 шт.	Высаженно 8 шт.

	Средний *(с)*	80 % семян проросли, протокормы на стадии выхода из семенной оболочки	100 % семян проросли	90 % на стадии разрыва семенной оболочки, 10 % протокормов на стадии выхода из семенной кожуры	Некоторые растения с корнями			
	Верхний *(с)*	Семена и набухшие семена	10 % семян проросли, протокормы на стадии выхода из семенной кожуры	Некрозы, только 1 протокорм на стадии выхода из семенной кожуры	Всего 2 живых протокорма, остальные погибли	—	—	2 растения высажены с субстрат
d	Нижний	30 % семян проросли, протокормы на стадии выхода из семенной кожуры	Процент прорастания не изменился, протокормы на стадии выхода из семенной кожуры	Без изменений	Часть протокормов погибла	Не высаживались	Растения с корнями, не высаживались	13 растений высажены в сфагнум
	Средний	80 % семян проросли, протокормы на стадии выхода из семенной оболочки	То же	90 % семян проросли, протокормы на стадии выхода из семенной оболочки	Массовое прорастание	Растения с корнями, не высаживались в субстрат	Растения с корнями, высажены 69 шт.	—
	Верхний	80 % семян на стадии набухания	100 % семян проросли, протокормы на стадии выхода из семенной кожуры	Без изменения	Массовое прорастание, но проростки погибли в результате инфекции	—	—	—
e	Нижний	70 % семян проросли, протокормы на стадии выхода из семенной оболочки	50 % проросших семян живые, а остальные с некрозами	» »	Мелкие протокормы с наметившимся апексом побега	Не высаживались	Не все растения имеют корни, не высаживались	53 растения высажены в сфагнум

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Образец, ярус соцветия		Продолжительность развития сеянцев от момента посева в культуру *in vitro*, состояние растений и число растений, высаженных в почвенный субстрат						
		1 мес	2 мес	3 мес	8 мес	13 мес	18 мес	29 мес
	Средний (*e*)	Набухшие семена	Некрозы	Без изменения	—	—	—	—
	Верхний (*e*)	» »	»	» »	—	—	—	—
f	Нижний	100 % семян проросли, протокормы на стадии выхода из семенной оболочки	Нет изменений	Практически без изменений	Большое число растений, некоторые с корнем	Самые крупные растения из всех вариантов имеют корни, высажено 52 шт.	Растения с корнями, один из корней утолщен, высажено 98 шт.	Высажено 18 растений
	Средний	70 % семян проросли, протокормы на стадии выхода из семенной оболочки	» »	Все на стадии выхода из семенной оболочки, 1 протокорм с бугорком апекса побега	Многочисленные растения	Многочисленные растения, начало образования корней, не высаживались	Растения с длинными корнями, высажено 150 шт.	42 растения высажены в сфагнум
	Верхний	Небольшое число набухших семян	Некрозы	Без изменения	—	—	—	—

соцветия посаженные семена полностью погибли в 2 случаях, частично в 3 (10, 20, 30 %). В 4 из 5 вариантов семян нижнего яруса соцветия бóльшая часть потомства погибла (90, 90, 70, 50 %). У 2 образцов семян (***a*** и ***e***) на ранних этапах культивирования полностью погибли культуры, полученные из семян верхнего и среднего и частично из семян нижнего яруса соцветия (90 и 50 % соответственно). Семена данных образцов имели низкую жизнеспособность и, следовательно, получить из них в культуре *in vitro* большое число растений не представлялось возможным (табл. 1 и 2). Они были собраны с 3 растений (всего из 15 плодов). Тем самым вклад этих 3 растений по сравнению с другими изучаемыми в эксперименте оказался ничтожно малым даже в экспериментальных условиях. Можно предположить, что и в естественных условиях произрастания роль этих растений в семенном воспроизведении популяции данного вида незначительна, более того, сомнительна.

ТАБЛИЦА 3

Морфометрические характеристики растений через 8 мес культивирования

Номер образца, выборка	Длина растения, мм *M* ± *m*	min	max	Ширина утолщенной базальной части, мм *M* ± *m*	max	min
fнж1 n = 25	5.70 ± 0.42	3	11	2.11 ± 0.08	3.15	1.5
fнж2 n = 34	1.96 ± 0.09	0.75	3	1.27 ± 0.06		
fср n = 53	1.87 ± 0.15	1	6.5	1.14 ± 0.05	3	0.6
cср n = 13	5.79 ± 0.34	3	7.75	1.90 ± 0.12	2.5	1.25
bср n = 36	1.83 ± 0.19	0.75	7	1.09 ± 0.05	2.05	0.5
dср n = 48	2.00 ± 0.14	0.9	7	1.27 ± 0.06	2.5	0.5

ТАБЛИЦА 4

Морфометрические характеристики растений через 13 мес культивирования

Номер образца, выборка	Число корней, шт.			Число листьев, шт.			Длина побега, мм			Длина корней, мм		
	M ± *m*	min	max	*M* ± *m*	min	max	*M* ± *m*	min	max	*M* ± *m*	min	max
fнж1 n = 6	1.50 ± 0.29	1	2	2.50 ± 0.29	2	3	10.75 ± 0.75	9	12	10.50 ± 2.22	4	18
fнж2 n = 18	3.00 ± 0.63	2	6	3.33 ± 0.21	3	4	30.50 ± 2.93	20	40	16.17 ± 1.72	6	32
fср n = 7	2.43 ± 0.20	2	3	2.86 ± 0.14	2	3	16.29 ± 1.30	12	21	15.35 ± 2.11	3	34
cср n = 9	2.40 ± 0.29	1	4	2.40 ± 0.24	2	4	16.10 ± 1.36	8	21	15.75 ± 2.13	4	35
bср n = 6	2.00 ± 0.37	1	3	2.17 ± 0.17	2	3	20.16 ± 4.33	8	33	9.27 ± 1.48	3	18

ТАБЛИЦА 5

Морфометрические характеристики растений через 18 мес культивирования

Номер образца, выборка	Число корней, шт.			Число листьев, шт.			Длина побега, мм			Длина корней, мм		
	M ± *m*	min	max	*M* ± *m*	min	max	*M* ± *m*	min	max	*M* ± *m*	min	max
fнж n = 7	2.29 ± 0.29	1	3	3.43 ± 0.20	3	4	22.29 ± 0.99	20	26	17.75 ± 2.56	4	41
fср n = 13	0.9 ± 0.20	0	2	2.40 ± 0.20	2	4	10.38 ± 0.82	5	23	3.90 ± 0.41	3	6

ТАБЛИЦА 5 (*продолжение*)

Номер образца, выборка	Число корней, шт.			Число листьев, шт.			Длина побега, мм			Длина корней, мм		
	M ± *m*	min	max	*M* ± *m*	min	max	*M* ± *m*	min	max	*M* ± *m*	min	max
*c*ср n = 4	3.50 ± 0.50	2	4	3.50 ± 0.29	3	4	27.10 ± 2.24	22	33	56.90 ± 13.10	9	154
*b*ср n = 6	1.60 ± 0.24	1	2	2.80 ± 0.20	2	3	22.25 ± 2.66	18	30	8.00 ± 1.83	3	14
*d*ср1 n = 6	0.50 ± 0.22	0	1	2.00 ± 0.00	2	2	5.17 ± 0.90	1	7	1.67 ± 0.67	1	3
*d*ср2 n = 8	2.75 ± 0.25	2	4	3.00 ± 0.27	2	4	14.38 ± 2.09	10	26	6.64 ± 1.19	1	20

ТАБЛИЦА 6

Морфометрические характеристики растений через 29 мес культивирования

Номер образца, выборка	Число корней, шт.			Число листьев, шт.					
				общее			только зеленые		
	M ± *m*	min	max	*M* ± *m*	min	max	*M* ± *m*	min	max
*f*ср n = 7	2.29 ± 0.36	1	4	7.71 ± 0.42	6	9	3.57 ± 0.20	3	4
*c*ср n = 5	3.20 ± 0.49	2	5	7.80 ± 0.86	5	10	4.20 ± 0.49	3	5
*c*нж n = 2	2.50 ± 0.50	2	5	7.50 ± 0.50	7	8	4.00 ± 0.00	4	4
*b*ср n = 6	2.17 ± 0.17	2	3	6.83 ± 0.48	5	8	3.34 ± 0.34	2	4
*b*вх n = 3	2.34 ± 0.34	2	3	8.00 ± 0.56	7	9	4.00 ± 0.00	4	4
*d*нж n = 6	3.17 ± 0.17	3	4	6.83 ± 0.75	4	8	3.83 ± 0.17	3	4
*e*нж n = 8	3.22 ± 0.22	2	4	7.13 ± 0.13	7	8	3.75 ± 0.16	3	4
*a*нж n = 6	3.87 ± 0.54	3	6	8.17 ± 0.40	7	10	3.67 ± 0.21	3	4

Культуры через 8—29 мес культивирования. Морфометрические данные представлены в табл. 3—6, общий вид растений — на рис. 1, 2 и таблице-вклейке.

Через 8 мес культивирования сеянцы представляли собой небольшие растения с утолщенной апикально-базальной осью и хорошо различимым эпикотилем. Показатели измерений длины растений и ширины их утолщенной базальной части представлены в табл. 3. Морфометрические показатели отражают также темпы роста растений и их органов. Морфологический и морфометрический анализ потомства, полученного из семян различных растений, проведенный через 8 мес культивирования, выявил значительную гетерогенность растений по темпам их развития.

Морфометрические данные сеянцев в варианте *f*нж очень сильно варьировали, при этом выделились 2 статистически достоверно различные группы. Как видно из табл. 3, морфометрические показатели и темпы роста у растений в варианте *f*нж2 сравнимы с таковыми в вариантах *d*ср, *b*ср, *f*ср. Для всех них были характерны минимальные показатели на данном этапе изучения культивируемых растений. Морфометрические показатели и темпы роста у сеянцев *f*нж1 были максимальными и сравнимы с показателями таковых в варианте *c*ср. Длина растений в 2 последних вариантах в 3 раза, а ширина базальной части в 2 раза превышали таковые у растений всех других вариантов. Кроме того, у некоторых растений в вариантах *c*ср и *f*нж были отмечены зачатки корней. Сеянцы в остальных вариантах отставали в развитии, и корни у них начинали закладываться на более поздних этапах культивирования.

Через 13 мес развития в культуре *in vitro* растения имели побег со сформированными листьями, основание которого утолщено, у большинства из них имелись корни (см. таблицу-вклейку, *1*—*5*). В табл. 4 показаны некоторые морфометрические характеристики растений. По числу листьев и корней они различались незначительно. Большинство из них имели 2—3 зеленых листа и 2—3 корня. Гетерогенность по темпам роста и морфологическим параметрам растений в варианте *f*нж сохранилась и на данном этапе культивирования. Растения *f*нж1 имели большее число корней (3—4 шт.) и листьев (3—4 шт.) по сравнению с растениями всех остальных вариантов, тогда как растения *f*нж2 по числу листьев не отличались от растений в других вариантах, но имели меньшее число корней (1—2 шт.).

Длина листьев и корней варьировала достаточно широко у растений как одного, так и разных вариантов опыта. Максимальную длину листьев (в 2 раза длиннее), чем в случае остальных вариантов, имели растения *f*нж1 (30.5 ± 2.93 мм), а максимальную длину корней (в среднем около 16 мм) — *f*нж1, *f*ср и *c*ср. Соотношение длин листьев и корней у растений *f*нж1 и *b*ср составляло 2 : 1, а у *f*нж2, *f*ср и *c*ср — 1 : 1. На данном этапе развития была проведена визуальная оценка растений как разных вариантов, так и внутри каждого из них. Наиболее крупные растения, имеющие несколько корней и несколько более длинных листьев по сравнению с другими особями, были отобраны для пересадки в почвенный субстрат. При этом было высажено 22 шт. растений *b*ср, 32 шт. *c*ср и 52 шт. *f*нж1. Самые крупные растения в последнем варианте на данном этапе культивирования были пересажены в почвенный субстрат. Также были высажены наиболее крупные растения *b*ср и *c*ср. Оставшиеся растения были пересажены на свежую питательную среду для дальнейшего культивирования. Таким образом, через 13 мес культивирования оказались достаточно хорошо развитыми только некоторые растения, полученные из семян в 3 вариантах опыта (*f*нж, *b*ср и *c*ср). Большинство растений других вариантов заметно отставали в своем развитии, поэтому они не использовались на данном этапе культивирования для пересадки в нестерильный субстрат.

Через 18 мес культивирования число листьев у растений несколько увеличилось, гетерогенность по данному признаку у растений в различных вариантах стала более явной (см. таблицу-вклейку, *6*, *7*). Так, например, число листьев у растений вариантов *f*нж и *c*ср составило 3—4 шт., а у остальных — 2—3 шт. На данном этапе культивирования растения *c*ср имели наибольшие показатели. Так, длина корней у них в среднем составила около 57 мм, что превысило таковую у растений *f*нж более чем в 3 раза, а таковую у растений остальных вариантов в 7—14 раз. Длина листьев у растений *c*ср была также наибольшей (27.1 ± 2.24 мм).

Соотношение длины листьев к длине корней у растений *c*ср изменилось за 6 мес. культивирования и достигло 1 : 2. В случае растений других вариантов оно составило 1 : 1 у *f*нж и 3 : 1 у *b*ср и *f*ср. Таким образом, гетерогенность растений по скорости роста побега и корня стала более очевидной, при этом в случае некоторых растений рост побега преобладал над ростом корней, у других — эти показатели оказались сходными, а у третьих — рост корня существенно опережал рост побега.

В целом число корней и число листьев у растений одного варианта на данном этапе культивирования варьировало незначительно. Показатели длины корней и листьев колебались в более широких пределах. Исключения составили растения в варианте *d*ср, которые были разделены на 2 статистически различные группы. В одну группу (*d*ср1) попали растения с минимальным числом корней или вообще их не имеющие. Остальные морфометрические характеристики данных растений оказались в 2 и более раз меньшими по сравнению и с *d*ср2 и с остальными вариантами опыта. Таким образом, образец семян *d*ср оказался самым гетерогенным по сравнению с остальными.

Заметное уменьшение морфометрических параметров у растений варианта *f*ср, вероятно, связано с тем, что наиболее развитые растения были использованы для изучения на этапе 13 мес культивирования, тем самым растения были выведены из дальнейшего эксперимента, а оставшиеся растения имели более замедленные темпы развития.

В табл. 2—5 не указаны сведения о растениях образцов ***a*** и ***e*** по той причине, что их число было очень мало (как в случае *a*нж) или растения очень сильно отставали в своем развитии от особей остальных вариантов опыта. Так, например, бóльшая часть растений в варианте *e*нж через 18 мес культивирования все еще не имела корней. По вышеуказанным причинам растения данных образцов не высаживались в почвенный субстрат ни через 13, ни через 18 мес культивирования, тогда как растения всех остальных вариантов по визуальной оценке были признаны пригодными для использования их в эксперименте по пересадке в почвенный субстрат. Через 18 мес культивирования было высажено 23 шт. растений — *b*ср, 22 шт. — *b*вх, 54 шт. — *c*ср + *c*нж, 69 шт. — *d*ср, 98 шт. — *f*нж, 150 шт. — *f*ср (табл. 2). Часть растений была пересажена на свежую питательную среду для дальнейшего развития.

В табл. 6 показаны некоторые морфометрические характеристики растений **через 29 мес культивирования.** К этому времени растения во всех вариантах опыта имели 2—3 корня и 3—4 зеленых листа. Общее число листьев к данному времени доходило до 7—8 шт. Средние показатели растений различных вариантов отличались незначительно. Внутри каждого из них наблюдался достаточно большой разброс данных практически по всем представленным характеристикам. Тем самым гетерогенность изучаемых растений по темпам их развития в культуре *in vitro* на данном этапе культивирования оказалась достаточно высокой.

Обсуждение

Гетерогенность семян по степени их жизнеспособности проявилась с первых этапов культивирования *in vitro*. Полностью нежизнеспособными оказались семена в 5 вариантах опыта. Это были варианты семян, собранные из плодов верхнего и среднего (33 %) ярусов соцветия.

В проведенном эксперименте потомство было получено от 13 вариантов семян (из 17 изученных). Из них семена лишь 1 варианта (*f*нж) обладали высокой энергией прорастания. Они проросли практически одновременно. Однако уже через 8 мес растения данного варианта разделились на две статистически достоверно различные группы по темпам развития растений, причем число быстрорастущих сеянцев преобладало. Прорастание семян в других вариантах было более растянутым, но растения на этапе 8 мес культивирования были менее гетерогенными по морфометрическим параметрам. Большинство из них были медленно растущими. Исключение составили растения варианта *c*ср, которые были быстрорастущими. Таким образом, гетерогенность потомства внутри вариантов на данном этапе анализа темпов роста растений проявилась только в случае 1 из 13 изучаемых. Однако анализ всего потомства в целом выявил существенные различия темпов роста у различных растений.

Через 13 мес. культивирования некоторые растения (быстрорастущие из вариантов *f*нж, *b*ср, *c*ср) были достаточно развитыми и их можно было пересаживать в субстрат. На этапе 18 мес культивирования уже большинство растений можно было пересаживать в субстрат, кроме растений вариантов *a*нж и *e*нж, которые еще не достигли нужной стадии развития.

На этапе 29 мес культивирования средние морфометрические показатели между растениями различных образцов выровнялись, но коэффициент варьирования параметров у потомков разных вариантов внутри одного образца и внутри одного и того же варианта увеличился. Все растения без исключения уже имели несколько корней.

К этому времени практически все растения вариантов *f*нж и *c*ср уже были выведены из эксперимента по культивированию. Данные растения по темпам своего развития опережали растения всех остальных вариантов. Они имели 3—4 зеленых листа на этапе 18 мес культивирования, тогда как большинство растений других вариантов достигли таких показателей только к 29 мес культивирования. Интересно, что число корней и зеленых листьев у растений *c*ср практически не различались на этапах 18 и 29 мес культивирования. Вероятно, число листьев и корней увеличивается по мере роста растений и достигает предельного значения на этапе сформированных растений. Таким образом, сеянцам, развивающимся в культуре *in vitro*, до достижения стадии сформированного растения необходимо различное календарное время. В случае наших вариантов быстрорастущие растения оказываются сформированными уже через 18 мес культивирования, тогда как медленно растущие — только к 29 мес развития *in vitro*.

В работах некоторых авторов показано, что жизнеспособное потомство в культуре *in vitro* удается получить только из семян, собранных в больших по численности особей популяциях (Zettler, McInnis, 1992; Zettler et al., 1995). В настоящем исследовании образцы семян были собраны с 12 растений достаточно большой ценопопуляции. Потомство 3 растений оказалось практически нежизнеспособным. Исходя из результатов проведенного эксперимента, можно придти к заключению, что семена не каждого растения, даже большой по численности особей ценопопуляции, подходят для осуществления приемов массового размножения растений данного вида.

Благодарности

Авторы благодарят П. В. Куликова, Л. В. Аверьянова и И. И. Шамрова за полезные советы при подготовке рукописи к печати.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-49595), программы президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» и гранта по поддержке ведущих школ РФ (№ НШ-4834.2006.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андронова Е. В., Куликов П. В., Филиппов Е. Г. и др. Проблемы и перспективы семенного размножения *in vitro* орхидных умеренной зоны // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т. Б. Батыгина. СПб., 2000. Т. 3. С. 513—524.

Батыгина Т. Б., Васильева В. Е. Поведение зародышей некоторых покрытосемянных в культуре *in vitro* // Тез. III Всес. конф. «Культура клеток растений». Абовян, 1979. С. 129—130.

Батыгина Т. Б., Васильева В. Е. Система воспроизведения у орхидных // Тез. докл. Всес. симп. «Охрана и культивирование орхидей». Таллин, 1980. С. 107—110.

Батыгина Т. Б., Васильева В. Е. Размножение растений. СПб., 2002. 230 с.

Ивасенко Ж. В. Результаты изучения возрастной структуры и численности ценопопуляций пальчатокорника фукса (*Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo) в Ленинградской области // Биол. вестн. 2003. Т. 7. № 1—2. С. 70—73.

Мамаев С. А., Князев М. С., Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург, 2004. 124 с.

Широков А. И., Коломейцева Г. А., Буров А. В., Каменева Е. В. Культивирование орхидей Европейской России. Нижний Новгород, 2005. 63 с.

Fast G. Über das Keimverhalten europäischer Erdorchideen bei asymbiotischer Aussaat // Die Orchidee. 1978. Bd 29. S. 270—274.

Fast G. European terrestrial orchids (symbiotic and asymbiotic methods) // Orchid biology reviews and perspectives / Ed. by J. Arditti. Ithaca; London, 1982. Vol. 2. P. 309—326.

Harvais G. The development and growth requirements of *Dactylorhiza purpurella* in asymbiotic culture // Can. J. Bot. 1972. Vol. 50. P. 1223—1229.

Knudson L. Non symbiotic germination of orchid seeds // Bot. Gaz. 1922. Vol. 73. P. 1—25.

Stoutamire W. Terrestrial orchid seedlings // The orchids: scientific studies / Ed. by C. L. Withner. New York, 1974. P. 101—128.

Zettler L. W., McInnis T. M., jr. Propagation of *Platanthera integrilabia* (Correl) Luer, an endangered terrestrial orchid, through symbiotic seed germination // Lindleyana. 1992. Vol. 7. N 3. P. 154—161.

Zettler L. W., Barrington F. V., McInnis T. M., jr. Developmental morphology of *Spiranthes odorata* seedling in symbiotic culture // Lindleyana. 1995. Vol. 10. N 3. P. 211—216.

SUMMARY

By investigations of seed germination and cultivation of plants, a high heterogeneity was revealed among seed offsprings of 12 different plants from the same population of *Dactylorhiza maculata* s. l. in development rate and seedlings viability *in vitro*. Viable offsprings originated from the seeds from only lower and middle parts of inflorescence of 9 plants. The seeds from upper inflorescence tier of practically all the studied plants were unviable. The plants originated from different specimens varied in root differentiation time during cultivation, and differed in leaf and root length. The average morphometric data between plants from different specimens became even smooth only in 29 months of cultivation, but the heterogeneity of the offsprings of the same specimen increased. It was concluded, that the seedlings need different time to turn into formed plants during cultivation *in vitro*.

УДК 581.55 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 7

© В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова, И. А. Майор

ВЛИЯНИЕ *FILIPENDULA ULMARIA* (*ROSACEAE*) НА СОПУТСТВУЮЩИЕ ВИДЫ В ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВАХ

V. S. IPATOV, L. A. KIRIKOVA, I. A. MAJOR. AFFECTS OF *FILIPENDULA ULMARIA* (*ROSACEAE*) ON THE NEIGHBOURING SPECIES IN MEADOW SOCIETIES

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Тел./Факс (812) 328-14-72
E-mail: ipatov@OP5241.spb.edu
Поступила 17.11.2006

Исследована эдификаторная роль *Filipendula ulmaria* в луговых сообществах. Определена «сила влияния» *F. ulmaria* на сопутствующие виды. В качестве влияющего фактора использованы сквозистость полога *F. ulmaria* (отражающая освещенность под ее пологом), плотность ее корневой системы и опад. Состояние сопутствующих видов оценивалось проективным покрытием. Показано, что *F. ulmaria* формирует ценотическую структуру сообществ в своем фитогенном поле.

Ключевые слова: *Filipendula ulmaria*, эдификатор, фитогенное поле, сквозистость, ценотическая структура.

Взаимоотношения в растительных сообществах во многом определяются способностью растений трансформировать среду обитания. Настоящая работа относится к исследованиям, посвященным выявлению эдификаторных свойств отдельных компонентов растительных сообществ, прежде всего доминирующих. Обширную информацию можно получить, исследуя фитогенные поля растений. В литературе накоплен большой материал по фитогенным полям, частично сведенный в коллективной работе (Заугольнова и др., 1988). Большинство работ касается фитогенных полей древесных растений как удобного объекта для исследования и лишь отдельные посвящены травянистым растениям. Древесная жизненная форма позволяет выявить влияние отдельной особи, у травянистых растений выделить особь не всегда возможно, речь может идти о микрогруппировках, небольших куртинах, реже отдельных особях.

В качестве объекта выбран лабазник вязолистный *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., крупное многолетнее растение, характерное для сырых лугов, заболачивающихся лесов, вырубок и опушек, часто образующее заросли по берегам ручьев и водоемов. В сообществах он часто доминирует, данные же о его средообразующей роли весьма малочисленны и отрывочны.

Сбор материала проводился в районах Северо-Запада России (Ленинградская, Тверская области).

Основным материалом для данной работы послужили 18 трансект через пятна *F. ulmaria*, на которых для описания растительности через 1 м закладывались площадки размером 50 × 50 см (1017 описаний площадок).

Дополнительно описано по 50 площадок с наибольшим покрытием лабазника (90—100 %) и на площадках, где он отсутствовал. Также описано по 20 площадок непосредственно в куртинах лабазника (отдельные особи) и рядом с ними, где он отсутствовал.

На площадках определялось общее проективное покрытие, проективное покрытие каждого из видов, общая сквозистость, сквозистость лабазника, сквозистость общая всей совокупности видов, кроме лабазника.

Поступление солнечной радиации под полог растений зависит от сквозистости (ажурности) растительного покрова (Акулова и др., 1966; Алексеев, 1976; Цельникер, 1978, и др.). Нами в лесах была выявлена близкая к функциональной зависимость освещенности от сквозистости: $\eta^2 = 0.89 - 0.98$ в зависимости от погоды (Ипатов и др., 1979). Кроме того, было показано влияние сквозистости на температурный режим под пологом древостоя, влажности воздуха и почвы. При изучении травостоев, насколько нам известно, этот показатель не используется. Нам предложен достаточно простой способ определения сквозистости травостоев (Майор, Кирикова, 2002). Для этого используется визирная рамка 9 × 9 см с делениями (рамка может иметь и иной размер, в зависимости от рамки, расположенной на земле). Визуальная рамка проецируется на наземную рамку. Сквозистость определяется по вертикали и по 4 направлениям под углом 45°. Последнее необходимо для учета бокового освещения. Сквозистость определяется как среднее по 5 направлениям. Проверка на 100 площадках показала, что более 70 % варьирования освещенности зависит от сквозистости лабазника, определенной указанным методом. В действительности, несомненно, больше, так как оценка сквозистости сопровождается большой ошибкой, которая увеличивает долю случайного варьирования. Таким образом, сквозистость можно рассматривать как параметр, формирующий существенный экологический фактор — освещенность — и в значительной мере определяющий эдификаторную роль лабазника. Кроме того, следует иметь в виду, что сквозистость отражает количество органической массы, при отмирании попадающей на почву, и развитие корневых систем (чем меньше сквозистость, тем больше опада и почва больше заполняется корнями лабазника). Существует тесная корреляционная связь между весом трав и проективным покрытием, и, естественно, со сквозистостью (Ипатов, 1962). Количество сухой надземной массы, производимой лабазником и образующей опад, велико. Сравнение сухой массы на 20 площадках с проективным покрытием лабазника 90—100 % и на 20 рядом расположенных площадках без лабазника показало, что количество органической массы в первом случае в 3—3.5 раза больше. Лабазник образует мощную корневую систему. На тех же площадках в монолитах 20 × 20 × 10 см определен объем корней. На площадках с лабазником объем корней оказался в 2 раза больше, чем при его отсутствии. Но дело не только в этом. Дернина лабазника мощная, плотная, плохо разрушается. Поэтому другие виды не могут в ней закрепиться. По нашим наблюдениям, в дернине лабазника прорастает только *Ranunculus cassubicus* (в хилом состоянии) и *Geum rivale*. Остальные виды в дернине встречались крайне редко.

Таким образом, экологическими факторами, формируемыми лабазником, могут быть освещенность, плотность корневых систем, вызывающая пространственное исключение (Василевич, 1983), опад, обогащающий почву органикой. Все они связаны со сквозистостью. Перехват осадков лабазником, по-видимому, не играет роли, поскольку места его произрастания имеют достаточно высокую влажность.

Все описания пробных площадок объединены в 3 группы, различающиеся видами-содоминантами, в качестве последних выступают *Alopecurus pratensis*, *Anthriscus sylvestris*, *Cirsium oleraceum*, *Geum rivale*, *Heracleum sibiricum*. Характеристика этих групп (микрогруппировок) представлена в табл. 1. Всего отмечено 22 вида. Экологическая оценка увлажнения и богатства по шкалам Л. Р. Раменского (1956) и Д. Н. Цыганова (1976) одинакова во всех типах микрогруппировок. Отметим, что морфологические описания 20 почвенных ям также оказались очень сходными.

При изучении эдификаторной роли растений вообще, а в нашем случае лабазника, основной интерес представляет ценотический эффект — влияние эдификатора (лабазника) на сопутствующие виды. В качестве влияющего фактора использована сквозистость полога лабазника, а реакция видов оценивалась проективным покрытием.

Для выявления воздействия лабазника использован дисперсионный анализ, а именно квадрат корреляционного отношения (η^2 — «сила влияния» по Н. А. Плохинскому, 1970), представляющий долю факториального варьирования (возникающего под воздействием исследуемого фактора) от общего варьирования. Рассчитаны также сила влияния на всю совокупность видов (в таблице «общая»), вычисленная как отношение суммы факториального варьирования видов и суммы общих варьирований видов, и вклад каждого вида к сумме факториальных варьирований всех видов (Ипатов, Кирикова, 1977). Эти данные представлены в табл. 2.

Предварительно была вычислена η^2 между сквозистостью лабазника и сквозистостью всех остальных видов, определенная в виде разницы между общей сквозистостью и сквозистостью лабазника. Сила влияния лабазника оказалась очень большой ($\eta^2 = 0.86$), достоверный тренд регрессии положительный, т. е. влияние лабазника сильно отрицательное.

Рассмотрим влияние лабазника на отдельные виды (табл. 2). В целом у всех видов обнаружена отрицательная реакция. Однако влияние на некоторые виды оказалось невелико. Но это не означает, что в действительности лабазник слабо на них влияет. Такими видами являются виды с малой встречаемостью и с нешироким диапазоном пространственного покрытия. Таким образом, сказались особенности выборок.

Несомненно, на формирование проективного покрытия видов оказывает влияние не только лабазник, но и его содоминанты. Для проверки этого положения мы исключили площадки, на которых представлены виды, вносящие наибольший вклад в факториальное варьирование совокупности всех видов (колонки «вклад» в табл. 2). Это виды: в группе I — *Geum rivale* и *Heracleum sibiricum*, в группе II — *Cirsium oleraceum* и *Geum rivale*, в группе III — *Geum rivale* и *Heracleum sibiricum*. После элиминации этих видов вновь проведен расчет η^2 и обнаружено влияние лабазника на виды в более «чистом» виде, большее в 1.5—2 раза.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика микрогруппировок *Filipendula ulmaria*

Виды	Встречаемость, %			Проективное покрытие, %					
				среднее			максимальное		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Общее проективное покрытие				76	87	79	100	100	100
Filipendula ulmaria	100	100	100	47	70	52	100	100	95
Achillea millefolium L.	8	—	4	0.3	—	0.1	5	—	5
Alchemilla vulgaris L. s. l.	7	—	11	0.2	—	0.04	5	—	2
Alopecurus pratenis L.	63	30	50	2.1	1.0	1.6	25	30	25
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	23	15	20	4.2	3.6	3.6	40	80	40
Carex acuta L.	5	—	2	0.6	—	0.1	30	—	25
Centaurea phrygia L.	3	—	—	0.1	—	—	10	—	—
Cirsium oleraceum (L.) Scop.	4	55	24	1.1	11.7	2.4	85	85	85
C. setosum (Willd.) Bess.	9	6	—	0.3	0.4	—	5	10	—
Galium album Mill.	33	26	33	2.1	1.1	2.3	30	30	25
G. boreale L.	35	21	20	1.2	0.8	1.3	35	30	25
Geranium pratense L.	7	13	14	0.8	1.1	1.1	30	30	45
G. sylvaticum L.	1	5	6	6.4	0.3	0.2	5	5	5
Geum rivale L.	72	73	73	6.5	6.1	6.0	30	35	40
Heracleum sibiricum L.	12	—	8	3.4	—	2.1	60	—	45
Hypericum maculatum Crantz.	9	—	8	0.3	—	0.3	10	—	10
Ranunculus auricomus L.	27	33	—	0.6	0.5	—	5	5	—
R. cassubicus L.	6	30	41	0.3	1.9	2.3	10	20	10
Thalictrum flavum L.	32	31	31	2.3	2.0	2.2	30	35	40
Veronica longifolia L.	9	12	—	0.2	0.3	—	10	10	—
Vicia cracca L.	68	47	58	2.1	1.4	2.0	10	7	7
V. sepium L.	26	10	11	0.6	0.2	0.4	15	13	15
Сквозистость (максимальная) *Filipendula ulmaria*	95	95	95						
Число видов	22	16	18						
Диаметр микрогруппировок, м	10—56	10—51	11—54						
Число площадок	400	352	265						
Увлажнение	72	73	73						
Богатство	11	11	11						

Примечание. I—III — типы микрогруппировок. Увлажнение и богатство — середина амплитуды по шкалам Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956).

Нам представляется, что более объективным может быть сравнение реакции видов, если использовать нереализованное покрытие, взяв за основу максимально возможное в данных экотопах проективное покрытие вида (Ипатов и др., 1989). Нереализованное покрытие вычислялось как разница между максимально возможным покрытием и данным проективным покрытием, деленная на максимально возможное проективное покрытие. В качестве максимального было взято наибольшее покрытие вида, встреченное в наших объектах. В этом случае структура связей оказалась такой же, но обнаружилась несколько бо́льшая сила влияния лабазника практически на все виды (табл. 2). Таким образом, выявлено значительное влияние лабазника на сопутствующие виды, но не столь большое, как можно было бы ожидать, исходя из визуальных наблюдений. Дело, по-видимому, в методике расчетов. Для дисперсионного анализа сквозистость лабазника разделялась, как это обычно делается, на классы сквозистости. Внутри каждого класса представлена амплитуда

ТАБЛИЦА 2

Сила влияния (η^2) *Filipendula ulmaria* на сопутствующие виды

Виды	По абсолютному проективному покрытию												По нереализованному проективному покрытию					
	сила влияния (η^2)						вклад						сила влияния (η^2)			вклад		
	I		II		III		I		II		III		I	II	III	I	II	III
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2						
Achillea millefolium L.	0.03	0.05	—	—	0.02	0.03	+	+	—	—	+	+	0.09	—	0.04	+	—	+
Alchemilla vulgaris L. s. l.	0.04	0.05	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	0.06	—	—	+	—	—
Alopecurus pratenis L.	0.07	0.21	0.27	0.63	0.05	0.11	0.02	0.01	0.02	0.36	+	0.02	0.09	0.30	0.07	0.02	0.07	0.01
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	0.23	0.48	0.19	0.34	0.20	0.46	0.08	0.17	0.04	0.12	0.04	0.13	0.31	0.19	0.29	0.10	0.03	0.06
Carex acuta L.	0.03	0.03	—	—	0.02	0.02	+	+	—	—	+	+	0.06	—	0.08	+	—	+
Centaurea phrygia L.	0.03	0.06	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	0.04	—	—	+	—	—
Cirsium oleraceum (L.) Scop.	0.07	0.17	0.49	—	0.27	0.42	+	0.01	0.44	—	0.05	0.16	0.17	0.55	0.38	0.01	0.39	0.12
C. setosum (Willd.) Bess.	0.09	0.23	0.06	0.17	—	—	+	0.02	+	+	—	—	0.14	0.15	—	0.02	+	—
Galium album Mill.	0.06	0.18	0.20	0.43	0.23	0.38	0.02	0.07	0.05	0.24	0.07	0.22	0.11	0.34	0.30	0.03	0.08	0.07
G. boreale L.	0.18	0.34	0.16	0.30	0.20	0.51	0.07	0.15	0.04	0.11	+	0.19	0.22	0.18	0.03	0.06	0.03	0.06
Geranium pratense L.	0.20	0.03	0.21	0.48	0.24	0.27	0.01	0.04	+	0.02	+	0.02	0.32	0.22	0.31	0.04	+	0.01
G. sylvaticum L.	—	—	0.03	0.05	0.03	0.05	—	—	+	+	+	+	—	0.05	0.06	—	+	+
Geum rivale L.	0.21	—	0.32	—	0.29	—	0.31	—	0.27	—	0.48	—	0.33	0.42	0.34	0.28	0.30	0.33
Heracleum sibiricum L.	0.24	—	—	—	0.28	—	0.34	—	—	—	0.23	—	0.36	—	0.41	0.28	—	0.22
Hypericum maculatum Crantz.	0.16	0.16	—	—	0.04	0.06	+	+	—	—	+	0.01	0.27	—	0.06	+	—	+
Ranunculus auricomus L.	0.11	0.24	0.09	0.16	—	—	+	0.02	+	+	—	—	0.14	0.14	—	0.02	+	—
R. cassubicus L.	0.09	0.25	0.14	0.26	0.18	0.41	+	0.02	+	+	+	0.07	0.08	0.17	0.27	+	0.01	0.02
Thalictrum flavum L.	0.22	0.43	0.24	0.43	0.26	0.48	0.05	0.15	0.03	0.10	0.03	0.11	0.37	0.25	0.32	0.07	0.04	0.04
Veronica longifolia L.	0.02	0.03	0.04	0.04	—	—	0.04	+	+	+	—	—	0.04	0.09	—	+	+	—
Vicia cracca L.	0.05	0.14	0.06	0.14	0.03	0.11	0.01	0.05	+	+	+	0.02	0.07	0.12	0.05	0.02	+	+
V. sepium L.	0.16	0.27	0.11	0.26	0.11	0.23	0.04	0.13	+	0.01	+	0.04	0.17	0.12	0.20	0.04	+	0.02
Общая	0.18	0.21	0.31	0.55	0.24	0.33	1	1	1	1	1	1	0.25	0.36	0.30			

Примечание. Вклад — доля факториального варьирования вида, вызванного влиянием *Filipendula ulmaria*, от суммарного факториального варьирования всех видов. Сила влияния *Fulmaria*: общая на всю совокупность видов; I.1, II.1, III.1 — для всех видов; I.2 — исключены *Geum rivale* и *Heracleum sibiricum*; II.2 — исключены *Cirsium oleraceum* и *Geum rivale*; III.2 — *Geum rivale* и *Heracleum sibiricum*. Все значения η^2 достоверны на уровнях 0.01 и 0.05. Тренд регрессии во всех случаях положительный, т. е. влияние лабазника отрицательное.

ТАБЛИЦА 3

Сила влияния (η^2) *Filipendula ulmaria*, выявленная на площадях с ее максимальным проективным покрытием (90—100 %) и с ее отсутствием ($n = 50 + 50$)

Виды	Встречаемость, %	Проективное покрытие, %		Сила влияния (η^2)	Вклад
		среднее	максимальное		
Achillea millefolium L.	—	—	—	—	—
Alchemilla vulgaris L. s. l.	20	3.4	15	0.11	0.003
Alopecurus pratenis L.	50	15.7	45	0.97	0.62
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	21	10.7	40	0.42	0.03
Carex acuta L.	—	—	—	—	—
Centaurea phrygia L.	—	—	—	—	—
Cirsium oleraceum (L.) Scop.	28	14.6	70	0.54	0.06
C. setosum (Willd.) Bess.	20	7.4	45	0.17	0.01
Galium album Mill.	15	4.2	10	0.20	0.003
G. boreale L.	27	5.4	15	0.30	0.01
Geranium pratense L.	10	2.1	25	0.44	0.01
G. sylvaticum L.	5	0.7	15	0.04	+
Geum rivale L.	75	22.5	55	0.70	0.11
Heracleum sibiricum L.	15	12	60	0.47	0.08
Hypericum maculatum Crantz.	7	0.1	3	0.09	0.001
Ranunculus auricomus L.	5	1.4	10	0.03*	+
R. cassubicus L.	10	2.3	20	0.31	0.005
Thalictrum flavum L.	24	8.6	60	0.51	0.04
Veronica longifolia L.	8	1.3	15	0.32	0.008
Vicia cracca L.	17	1.7	7	0.06	—
V. sepium L.	10	1.5	5	0.25	0.01
Общая				0.66	1

Примечание. * — значение недостоверно.

ТАБЛИЦА 4

Теснота связи (η^2) проективного покрытия видов с *Filipendula ulmaria* на площадках 10 × 10 см в куртинах лабазника и вне их ($n = 20 + 20$)

Виды	Встречаемость, %	Проективное покрытие, %		Сила влияния (η^2)	Вклад
		среднее	максимальное		
Achillea millefolium L.	—	—	—	—	—
Alchemilla vulgaris L. s. l.	—	—	—	—	—
Alopecurus pratenis L.	80	17.1	30	0.98	0.31
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	45	24.1	55	0.68	0.06
Carex acuta L.	—	—	—	—	—
Centaurea phrygia L.	—	—	—	—	—
Cirsium oleraceum (L.) Scop.	40	52.3	100	0.60	0.08
C. setosum (Willd.) Bess.	10	40.1	90	0.86	0.05
Galium album Mill.	38	6.7	15	0.43	0.02
G. boreale L.	34	3.4	10	0.66	0.03
Geranium pratense L.	5	2.5	10	0.56	0.02
G. sylvaticum L.	—	—	—	—	—
Geum rivale L.	75	19.8	40	0.82	0.23
Heracleum sibiricum L.	12	25.3	95	0.84	0.06
Hypericum maculatum Crantz.	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Виды	Встречаемость, %	Проективное покрытие, %		Сила влияния (η^2)	Вклад
		среднее	максимальное		
Ranunculus auricomus L.	—	—	—	—	—
R. cassubicus L.	4	0.7	20	0.46	0.01
Thalictrum flavum L.	15	31.2	85	0.89	0.09
Veronica longifolia L.	—	—	—	—	—
Vicia cracca L.	5	1.5	5	0.32	0.006
V. sepium L.	—	—	—	—	—
Общая				0.79	1

значений сквозистости. Проективные покрытия видов, разнесенные по классам сквозистости лабазника, соответствуют не одному значению сквозистости, а разным. В результате при расчете случайного (внутриклассового) варьирования в него оказывается включенной и часть факториального варьирования, вызванного амплитудой сквозистости. В итоге суммарно факториальное варьирование оказывается меньше реального, что снижает значение η^2. Учитывая это обстоятельство, мы вычислили η^2 в двух разных выборках.

1. Площадки 50 × 50 см с максимальным проективным покрытием лабазника — 50 и площадки с отсутствием лабазника — 50 (табл. 3).

2. Площадки 10 × 10 см в центре куртины лабазника (особь или несколько особей) — 20 и вне зоны воздействия лабазника — 20 (табл. 4).

Таким образом, влияние лабазника выявлялось при двух его состояниях — максимальном развитии и его отсутствии.

Как и ожидалось, установлено сильное влияние на все виды, попадающие в зону его воздействия. В первом случае, по-видимому, непосредственно воздействующим фактором являются освещенность и плотность корневых систем. Во втором более существенным является пространственное исключение видов плотной дерниной лабазника.

Таким образом, *Filipendula ulmaria* является мощным эдификатором, формирующим структуру сообществ, в которых он имеет доминирующее положение. В результате перехвата светового потока и развития плотной дернины он негативно влияет на развитие сопутствующих видов, для которых экотоп в месте произрастания лабазника благоприятен. В этом процессе принимают участие и содоминанты, находящиеся под пологом лабазника, которые в свою очередь испытывают отрицательное влияние лабазника. Неясна роль опада, обогащающего почву. Можно предположить, что опад как поставщик органики в почву благоприятен для всех видов, формирующих сообществ, но влияние режима освещенности и плотная дернина маскируют его влияние.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48549).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акулова Е. А., Хазанов В. С., Цельникер Ю. Л., Шишов Д. Пропускание света пологом леса в зависимости от падающей радиации и сомкнутости крон деревьев // Физиология растений. 1964. Т. 11. Вып. 5. С. 818—823.

Алексеев В. А. Световой режим леса. Л., 1975. 227 с.

Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 246 с.

Заугольнова Л. Б., Жукова А. А., Комарова А. С., Смирнова О. А. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 184 с.

Ипатов В. С. О корреляции между проективным покрытием и весом травянистых растений // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 7. С. 991—992.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1441—1445.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибиков В. П. Сквозистость древостоев: измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 1615—1624.

Ипатов В. С., Сивушкова В. Х., Ястребов А. Б. Фитоценотические связи амброзии полыннолистной с некоторыми сорными и культурными видами // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л., 1989. С. 212—221.

Кирикова Л. А., Мишина Т. Н. Растительность побережья Ладожского озера (Олонецкий р-н КАССР) // Вестн. ЛГУ. Биология. 1987. Вып. 4. № 24. С. 24—31.

Майор И. А., Кирикова Л. А. Определение сквозистости в травянистых сообществах // Вестн. СПбГУ. Биология. 2002. № 11. С. 27—30.

Плохинский Н. А. Биометрия. М., 1970.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижикова О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М., 1978. 98 с.

Цыганов Д. Н. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. М., 1976. 59 с.

SUMMARY

Filipendula ulmaria (L.) Maxim. plays potent edificator role in plant societies where this species dominate. Due to intensive shading and dense tussock, *F. ulmaria* negatively affects the development of neighbouring species.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.333.39 (571)

© **В. А. Бакалин**

РОД *COLOLEJEUNEA* (*HEPATICAE*, *LEJEUNEACEAE*) В АЗИАТСКОЙ РОССИИ

V. A. BAKALIN. THE GENUS *COLOLEJEUNEA* (*HEPATICAE*, *LEJEUNEACEAE*) IN ASIAN RUSSIA

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159
Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН
683024 Петропавловск-Камчатский, пр. Рыбаков, 19А
E-mail: v_bak@list.ru

Поступила 12.04.2005
Окончательный вариант получен 14.06.2006

Приводится описание морфологии, экологии и распространения 7 видов *Cololejeunea*, 3 из которых известны из азиатской части России, 2 — с Кавказа и еще 2 могут быть найдены на юго-востоке страны. *C. subkodamae* приводится впервые для Сибири.

Ключевые слова: печеночники *Cololejeunea*, Россия, Сибирь, российский Дальний Восток.

Lejeuneaceae — преимущественно тропическое семейство, хотя его представители также обычны в субтропиках и прилегающих к ним районах Северного и Южного полушария, а некоторые таксоны достигают бореального и гипоарктического ботанико-географических поясов. Это одно из наиболее эволюционно продвинутых и специализированных семейств лиственных печеночников, насчитывающее около 90 родов и 2000 видов (Mizutani, 1961; Jones, 2004). Его представители имеют своеобразный «леженеоидный» внешний облик, выражающийся в двулопастных сложенных листьях, из которых спинная лопасть значительно крупнее брюшной и прикреплена набегающе, а также в обратно-яйцевидном периантии с несколькими (3 и более) обычно четко выраженными ребрами.

В морфологическом плане к *Lejeuneaceae* наиболее близки семейства *Porellaceae* и *Jubulaceae*, представители которых также многочисленны в тропических и субтропических районах земного шара. Представители сем. *Lejeuneaceae* отличаются от *Porellaceae* стянутым в клювовидный носик устьем периантия (против широкого и, как правило, уплощенного устья); более тонкой и нежной ножкой спорогона (менее 16 клеток снаружи и 4 внутри, против 50—60 снаружи и 80—100 внутри); 2-слойной стенкой коробочки, разрывающейся на 4 доли (против 2—4-слойной стенки, разрывающейся на 3—5 долей) и прикрепленными к стенке коробочки элатерами (против неприкрепленных у *Porellaceae*).

Тесным родством *Lejeuneaceae* связано с сем. *Jubulaceae* и отличается от последнего перихецием с 1—3 парами перихециальных листьев, против 2—5 пар, значительно меньшим числом клеток на поперечном срезе ножки спорогона (4 внутри + 12—16 снаружи, против 30 + 30 у *Jubulaceae*) и формой брюшной лопасти, которая формирует сумочкоподобный кармашек со спинной лопастью или свободно прижата к ней, против лопасти в виде колпачка или кувшина, образованного за счет вогнутости самой лопасти у *Jubulaceae*.

На территории России представители этих трех наиболее крупных по числу видов семейств в мире распространены преимущественно в горных районах на самом юге страны (Кавказ, горы Южной Сибири, Становое нагорье), но наибольшее число видов сконцентрировано в Приморском крае и на юге Хабаровского края.

Сем. *Lejeuneaceae* представлено на территории России 9 видами, относящимися к 4 родам. К сожалению, описания видов и ключи для их определения в отечественной литературе практически отсутствуют. В сводке Р. Н. Шлякова «Печеночные мхи Севера СССР» (1976—1982) приводится описание лишь одного вида — *Lejeunea cavifolia* (Ehrh.) Lindb. В связи с этим целесообразно представить составленный на основе признаков гаметофита ключ для определения родов сем. *Lejeuneaceae* известных в России.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ СЕМ. *LEIEUNAECEAE*

1. Амфигастрии цельные, побеги 1.3 и более мм шир. . . . . *Trocholejeunea*
— Амфигастрии двулопастные или отсутствуют, побеги, как правило, менее 1.2 мм шир. 2
2. Амфигастрии отсутствуют . . . . *Cololejeunea*
— Амфигастрии присутствуют 3
3. Спинная лопасть листа с ресничковидными выростами по краю . . . . *Nipponolejeunea*
— Спинная лопасть листа цельнокрайная . . . . *Lejeunea*

Род *Cololejeunea* (Spruce) Schiffn., in Engler et Prantl, Nat. Pfl.-fam., 1895, 1, 3 : 121. — *Lejeunea* subgen. *Cololejeunea* Spruce, 1884, Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh, 15 : 291.

Представители рода — мелкие растения, характеризующиеся ветвлением типа Lejeunea;[1] стеблем на поперечном срезе с приблизительно одинаковыми по размеру клетками, обычно 5—7(22) клеток во внешнем слое и 1—2(18) клеток во внутреннем; набегающе прикрепленными листьями, состоящими из двух сложенных лопастей из которых брюшная значительно меньше спинной; отсутствием амфигастриев, в том числе и перихециальных; а также периантием с пятью ребрами (одно спинное, два боковых и два брюшных). Типовым видом является распространенная преимущественно в Европе *Cololejeunea calcarea* (Libert) Schiffn.

Также необходимо упомянуть о двух деталях морфологического строения, имеющих большое значение в систематике рода *Cololejeunea*, но не описанных в отечественной литературе. Во-первых, это стилий (stilus) — образование листовой природы (свойственное большинству родов из семейств *Lejeuneaceae* и *Frullaniaceae*), находящееся в месте сочленения брюшной лопасти со стеблем и напоминающее ресничку, часто со вздутой клеткой на конце, или узкую коническую или линейную пластинку 2—3(4) клетки в основании и 5—15 дл.; иногда в основании стилия формируется дискоидальное расширение (диск), форма которого также имеет таксономическое значение. Во-вторых, это строение зубцов брюшной лопасти. Выделяются два зубца, располагающиеся по порядку от окончания киля и называемые соответственно первым и вторым.

Род достигает наибольшего таксономического разнообразия в Палео- и Неотропиках. Большинство видов *Cololejeunea* являются эпифитами и эпифилами, но часто встречаются и на кристаллических обнажениях. На каменистых субстратах они обычно произрастают среди или поверх мхов других печеночников, занимая нишу, заселяемую представителями рода *Cephaloziella* (Spruce) Schiffn. на севере Голарктики. Общее число видов *Cololejeunea*, как это часто указывается в региональных сводках, «невозможно определить точно» (Smith, 1993 : 274), известно лишь, что количество обнародованных названий, из которых часть, несомненно, относится к синонимам ранее описанных, приближается к 150.

---

[1] Внешне ветвление этого типа напоминает боковое интеркалярное, однако основание ветви закладывается экзогенно. Этот тип ветвления (Шляков, 1975) рассматривается как переходный к интеркалярному.

В России род представлен 5 видами, из которых *Cololejeunea rossetiana* и *C. calcarea* известны на Кавказе, а 3 — *C. japonica*, *C. ornata* и *C. subkodamae* — на юге азиатской части. 2 вида — *C. longifolia* и *C. macounii* — могут быть обнаружены на юго-востоке России. Ниже помещен ключ для определения видов *Cololejeunea*, известных в России, и таксонов, обнаружение которых на ее территории весьма вероятно. После ключа приводятся подробные описания видов, известных в азиатской России и краткие дифференциальные описания видов не найденных на этой территории, таксоны неизвестные в Азиатской России помещены в квадратные скобки.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *COLOLEJEUNEA*, ИЗВЕСТНЫХ НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ, И ВИДОВ, НАХОЖДЕНИЕ КОТОРЫХ ВОЗМОЖНО В АЗИАТСКОЙ ЕЕ ЧАСТИ

1. Поверхность спинной лопасти листа гладкая. Стилий 1—3(6) клеток дл. Восточноазиатские виды 2
— Поверхность спинной лопасти листа неровная (обычно зубчатая), из-за мамиллозно выступающих клеток, несущих на концах конические или шаровидные папиллы. Стилий 1—12 клеток дл. Восточноазиатские, евразиатские и европейские виды 3
2. Стилий 1—2 клетки дл. Длина листа не более чем в 1.5 раза превышает ширину . . . . *C. japonica*
— Стилий 1—3(6) клеток дл. Длина листа в (2.5)3 раза превышает ширину . . . . . . [*C. longifolia*]
3. Стилий 3—12[2] клеток дл. 4
— Стилий 1—3 клетки дл. 5
4. Поверхность брюшной лопасти листа гладкая. Кавказ . . . . [*C. calcarea*]
— Поверхность брюшной лопасти листа городчатая из-за выступающих клеточных стенок. Дальний Восток . . . . *C. ornata*
5. Внешняя поверхность спинной лопасти листа с тупыми папиллами. Первый зубец брюшной лопасти с молотковидно расширенной тупой верхушкой . . . . [*C. macounii*]
— Внешняя поверхность спинной лопасти листа с игольчатыми или коническими, острыми папиллами. Первый зубец брюшной лопасти с острым окончанием 6
6. Спинная лопасть листа с мамиллозно выступающими клетками по всей внешней поверхности, выступы, приблизительно, одинаковой высоты в середине и по краю лопасти. Кавказ . . . . [*C. rossetiana*]
— Спинная лопасть листа с мамиллозно выступающими клетками преимущественно по краю лопасти, в середине выступы очень мелкие и поверхность почти гладкая. Тува, возможно, Южные Курилы . . . . *C. subkodamae*

Подрод *PEDINOLEJEUNEA* Mizutani, 1961, J. Hattori Bot. Lab. 24 : 240.

Подрод характеризуется вариабельной формой брюшной лопасти, часто уплощенной и языковидной, ориентированной почти параллельно стеблю, а также гладким краем спинной лопасти, часто оконтуренной 1—3 рядами бесцветных клеток. На верхушке лопасти или в основании ее конечной клетки присутствует бесцветная вздутая клетка.

---

[2] Формально может возникнуть затруднение, если длина стилия будет по всей длине побега достигать 3 клеток. В то же время такая ситуация вряд ли осуществима на практике. Длина стилия варьирует от основания к верхушке и в парах близких видов, таких как, например азиатские *C. subkodamae* и *C. ornata*, будет именно наблюдаться вариабельность по длине: у первого от 1 до 3 клеток и от 3 до 12 у второго.

Cololejeunea japonica (Schiffn.) Mizutani, 1961, J. Hattori Bot. Lab. 24 : 241. — *Leptocolea japonica* Schiffn., 1929, Ann. Bryol. 2 : 92.

Морфология. Растения беловатые до темно-зеленых или желтоватых. Побеги 0.8—1.2 мм шир. и 10—15 мм дл. Стебель 80—90 мкм в диам., нерегулярно перисто ветвящийся, на поперечном срезе с 5—6 коровыми и 1 внутренней клеткой; стенки клеток корового слоя стебля на поперечном срезе утолщенные, с крупными угловыми утолщениями; ризоиды многочисленные. Листья черепитчато налегающие, спинная лопасть косоприкрепленная, выпуклая, эллиптическая до широко яйцевидной, брюшная прикрепляется к стеблю только у самого основания на протяжении 1—3 клеток и очень вариабельна по форме. Выделяется два варианта ее развития: 1) плоская, 1/4—1/3 дл. спинной лопасти, слабо вздутая в районе киля, языковидной или треугольной формы с первым зубцом до 8 клеток дл. и неясным или острым вторым зубцом до 2 клеток дл. и шир. в основании, киль прямой; 2) выпуклая и яйцевидная, 1/2—3/5 дл. листа, с загнутым внутрь свободным краем, первым зубцом мелким до 2 клеток дл., вторым зубцом, образованным единственной выступающей клеткой, или он отсутствует, киль вздутый и дуговидный. Клетки в середине листа спинной лопасти 20—32 × 20—25 мкм, по краю около 12—15 мкм в диам., у основания до 40 мкм дл., стенки тонкие, со слабо выраженными промежуточными утолщениями. Поверхность листа гладкая (папиллы и мамиллы отсутствуют). Масляные тельца по 10—20, в некоторых случаях до 30 в клетке, прозрачные, округлые до продолговато-яйцевидных 4—7 × 3.5—4.5 мкм. Стилии мелкие, 1—2-клеточные, часто рано опадающие. Выводковые почки дискоидальные, развиваются по краю спинной лопасти листа и образованы приблизительно 20 клетками. Растения однодомные (автеция). Андроцеи обычно на коротких боковых веточках или на концах удлиненных боковых ветвей, с 2—3 (редко до 7) парами покровных листьев, до 1/2 дл. обычных листьев, вздутые в основании. Гинецеи терминальные или на удлиненных боковых ветвях с одним подверхушечным побегом. Лопасти перихециальных листьев несколько мельче, чем у вегетативных, обратнояйцевидные, до 0.6 мм дл. и 0.35—0.45 мм шир., с пильчатым или гладким краем, закругленной верхушкой, брюшная лопасть размером в половину спинной, эллипсоидальная до яйцевидной. Периантий обратнояйцевидный, обычно вздутый, 0.6—0.7 мм дл. и 0.35—0.5 мм шир., с 5 ребрами, из которых спинное слабо выражено. Коробочка с прозрачными стенками, бледно-буроватая; стенка ее 2 клетки толщ., клетки наружного слоя тонкостенные, внутреннего — с выямчато утолщенными стенками, элатеры прозрачные, бесцветные, 130—220 мкм дл. и 15 мкм шир., споры неправильно овальные 40—53 × 30—50 мкм, тонко папиллозные.

Экология. На коре деревьев или на листьях, редко на камнях. В России обнаружен на затененных камнях в тисовой роще (Потемкин, 2003).

Распространение. В России известен с о-ва Петрова (Лазовский заповедник, юг Приморского края) (Потемкин, 2003). Общее распространение: Япония, о-в Бонин (Mizutani, 1961) и южная оконечность Корейского п-ова (Yamada, Choe, 1997).

Изученные образцы. Приморский край, о-в Петрова, 30 IX 2002, А. Д. Потемкин, В. М. Коткова (LE).

[Подрод *Leptocolea* (Spruce) Schiffn., in Engler et Prentl, Nat. Pfl.-fam., 1895, 1, 3 : 122. — *Lejeunea* subgen. *Cololejeunea* sect. *Leptocolea* Spruce, 1884, Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh 15 : 292. — *Leptocolea* (Spruce) A. Evans, 1911, Bull. Torrey Bot. Club. 38 : 261].

Характеризуется крупными клетками вдоль края спинной лопасти (10—30 мкм); крупными выводковыми почками, достигающими 70—150 мкм в диам.;

отсутствием оцелл в клетках листа; слегка папиллозной поверхностью спинной лопасти.

[*Cololejeunea longifolia* (Mitt.) Benedix, 1953, Feddes Repert. Beih. 134 : 15. — *Lejeunea longifolia* Mitt., 1861, J. Proc. Linn. Soc. Bot. London 5 : 177. — *Cololejeunea minuta* (Mitt.) Steph., 1897, Bull. Herb. Boiss. 5 : 79. — *Lejeunea minuta* Mitt., 1891, Trans. Linn. Soc. London. Ser. 2, 3 : 203].

Вид наиболее близок к *C. japonica*, от которой отличается: 1) обычно более мелкими размерами растений, не превышающими в длину 10 мм; 2) тонкими стенками клеток без угловых утолщений на поперечном срезе стебля; 3) значительно более длинными листьями, длина которых достигает 0.6—0.9 мм, превышая ширину в 2.5—3 раза; 4) обычно городчатым краем спинной лопасти; 5) острой или островатой верхушкой спинной лопасти; 6) значительно более крупными, приблизительно 30 мкм в диам., клетками по краю спинной лопасти; 7) меньшим числом масляных телец, в количестве 6—12 в клетке; 8) крупными выводковыми почками, 80—150 мкм в диам.; 9) распределением полов, при котором кроме автеции часто наблюдается пареция.

Экология. На коре или листьях деревьев, а также на затененных камнях в широколиственных и вечнозеленых лесах, не выше 1000 м над ур. м. (Mizutani, 1961).

Распространение. Япония, Тайвань (Mizutani, 1961), Корея (Yamada, Choe, 1997), Китай (Piippo, 1990).

Подрод *COLOLEJEUNEA*

Типовой подрод рода характеризуется вздутым периантием, мелкими клетками вдоль края листа (5—10 мкм), оцеллами (если они есть) по 1—2 на лист, но никогда не образующими рядов и мамиллозной или папиллозной поверхностью листа.

Cololejeunea subkodamae Mizutani, 1986, J. Hattori Bot. Lab. 60 : 448. — *Physocolea venusta* auct. non (Sande Lacoste) Steph., sensu Horikawa, 1931, Bot. Mag. Tokyo 46 : 183. — *Cololejeunea kodamae* auct non Kamimura, sensu Mizutani, 1961, J. Hattori Bot. Lab. 36 : 263.

Морфология. Растения беловатые или бледно-зеленые. Побеги приблизительно 3 мм дл. и 0.3—0.8 мм шир. Стебель 50 мкм в диам., нерегулярно перисто ветвящийся, на поперечном срезе из 5—8 коровых и одной срединной клетки.[3] Все клетки стебля толстостенные, одинакового размера, с небольшими, часто неясными угловыми утолщениями. Ризоиды многочисленные, бесцветные, в спутанных пучках. Листья черепитчато налегающие, прямоотстоящие, косоприкрепленные, желобчато-сложенные. Спинная лопасть выпуклая, овальная, 0.15—0.28 мм дл. и 0.1—0.2 мм шир., с городчатым краем благодаря мамиллозно выступающим клеткам; с острой, более или менее отогнутой верхушкой; брюшная лопасть 1/2—1/3 дл. лопасти, с не загнутым краем, первый зубец острый, 1—3 клетки дл. и 1(3) клетки шир., его верхушечная клетка удлиненная; второй зубец одноклеточный, мелкий, слизевая бесцветная клетка располагается на внутренней поверхности в основании первого зубца; киль дуговидный с длинно-зубчато выступающими клетками с коническими папиллами на концах. Стилии мелкие, 1—2(3) клетки дл., часто рано опадающие. Краевые клетки листа 5—10(14) мкм; в середине листа 10—15(18) ×

---

[3] Mizutani (1961) приводит в качестве черты, характерной для всех *Cololejeunea*, строение стебля из 5 коровых и 1 внутренней клеток, однако позднее (Schister, 1980; Smith, 1993) было показано, что стебель может иметь и более 5 коровых клеток. В образце из Тывы растения имеют 6—8 коровых клеток, а вблизи периантия, где стебель утолщается, и до 4 внутренних клеток.

× 10—12(15) мкм, клеточные стенки утолщенные, без промежуточных и угловых утолщений, реже с мелкими утолщениями в углах; в основании листа клетки удлиненные, до 40 мкм дл., с тонкими стенками; мамиллозно выступающие клетки на верхушке несут конические папиллы, увеличивающиеся от середины лопасти к краям, слабо развиты в середине лопастей и отсутствуют у основания листа. Масляные тельца по 10—20, в некоторых случаях до 30 в клетке, прозрачные, округлые до продолговато-яйцевидных, 4—7 × 3.5—4.5 мкм. Выводковые почки дискоидальные 50—60 мкм в диам., с гладким краем. Растения однодомные (автеция). Андроцеи терминальные, на удлиненных веточках или коротких боковых ветвях, с одним подверхушечным побегом. Спинная лопасть перихециальных листьев овальная, 0.3 × 0.2—0.25 мм, с гордчатым краем и острой верхушкой; брюшная лопасть 3/4—1 дл. спинной, с закругленной или острой верхушкой. Периантий обратнояйцевидный, вздутый, 0.2—0.3 мм дл. и 0.2—0.25 мм в диам., с 5 тупыми ребрами и густо мамиллозной поверхностью (рис. 1).

Экология. В Японии обычно растет на мелких папоротниках и среди них и на коре кустарников в горных районах. В России собран на валуне в березово-разнотравном лесу.

Распространение. В России известен из Республики Тыва (Тоджинская котловина) и, возможно, Южных Курил (о-в Шикотан). Общее распространение: Япония (Mizutani, 1961).

Изученные образцы. Республика Тыва, Тоджинская котловина, 1 км выше д. Тоора-Хем, 01 VII 1999, Бакалин (VLA).

Примечание. Номенклатурная история этого вида очень запутана. Y. Horikawa (1940) приводил для Южных Курил (о-в Шикотан) *Physocolea venusta* (Sande Lacoste) Steph. (=*Cololejeunea venusta* (Sande Lacoste) Schiffn.) на основании отождествления растений с иллюстрацией первоописания (Sande Lacoste, 1856). Однако изучение типового образца, проведенное Mizutani (1961), показало, что он относится к ранее описанному *Cololejeunea haskarliana* (Lehm. et Lindenb.) Schiffn., распространенному от о-ва Якусима (южнее Кюсю, Япония) до Явы (Mizutani, 1986). Причиной ошибок было, видимо, то, что на иллюстрации к оригинальному описанию (Sande Lacoste, 1856) брюшная лопасть растений была изображена с зубчато выступающими стенками клеток, хотя растения типового образца имеют цельный край. В результате ошибочной интерпретации в 1930—1950-е годы многие японские бриологи определяли этот вид неверно. Mizutani (1961), проведя ревизию образцов с территории Японии, определенных как *Physocolea venusta*, отнес их к *Cololejeunea kodamae*. Последнее послужило основой для включения этого сомнительного указания в «Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР» (Konstantinova et al., 1992). В поле зрения составителей списка, видимо, не попала статья Mizutani (1986), в которой он разъяснил, что его трактовка *C. kodamae* в 1961 г. не соответствовала типовому образцу N. Kamimura, а представляла новый для науки вид — *C. subkodamae*. С. К. Гамбарян, узнавшая об этом упущении из личного письма Mizutani (от 8 июля 1992 г., архив лаборатории низших растений БПИ ДВО РАН) привела в своей работе (Гамбарян, 1993) указание Horikawa (1940) как *C. subkodamae*. Проверить, что же подразумевается под названием *Physocolea venusta* в работе Horikawa, не представляется возможным, поскольку его образцы, хранившиеся в Хиросиме, скорее всего, были уничтожены во время Второй мировой войны. Как заключает Mizutani (цит. соч.), «Horikawa's report probably mistake for *C. subkodamae*, or an another species of another genus».

Ранее вид приводился для Республики Тыва (Бакалин и др., 2001) под названием *Cololejeunea ornata*. Ревизия материала выявила неправильное определение. Находка вида в Тыве изменяет представление об ареале вида, поскольку отстоит от ближайших местонахождений в Японии приблизительно на 3000 км на запад. Таким образом, вид встречается значительно западнее восточноазиатских приокеанических районов, откуда он приводился ранее. Ареал вида сходен с таковым *Hattoriella morrisoncola* (Horikawa) Bakalin, имеющим в основном притихоокеанское распространение, но известным также в районе оз. Байкал (Bakalin, 2003).

[*Cololejeunea rossettiana* (Mass.) Schiffn., in Engler et Prantl, Nat. Pfl.-fam., 1895, 1, 3 : 122. — *Lejeunea rossetiana* Mass., 1889, Nuov. Giorn. Bot. Ital. 21 : 487].

Таксон очень близок к *C. subkodamae*, от которого отличается: 1) степенью зубчатости дорзальной лопасти — мамиллозно выступающие клетки у *C. rosset-*

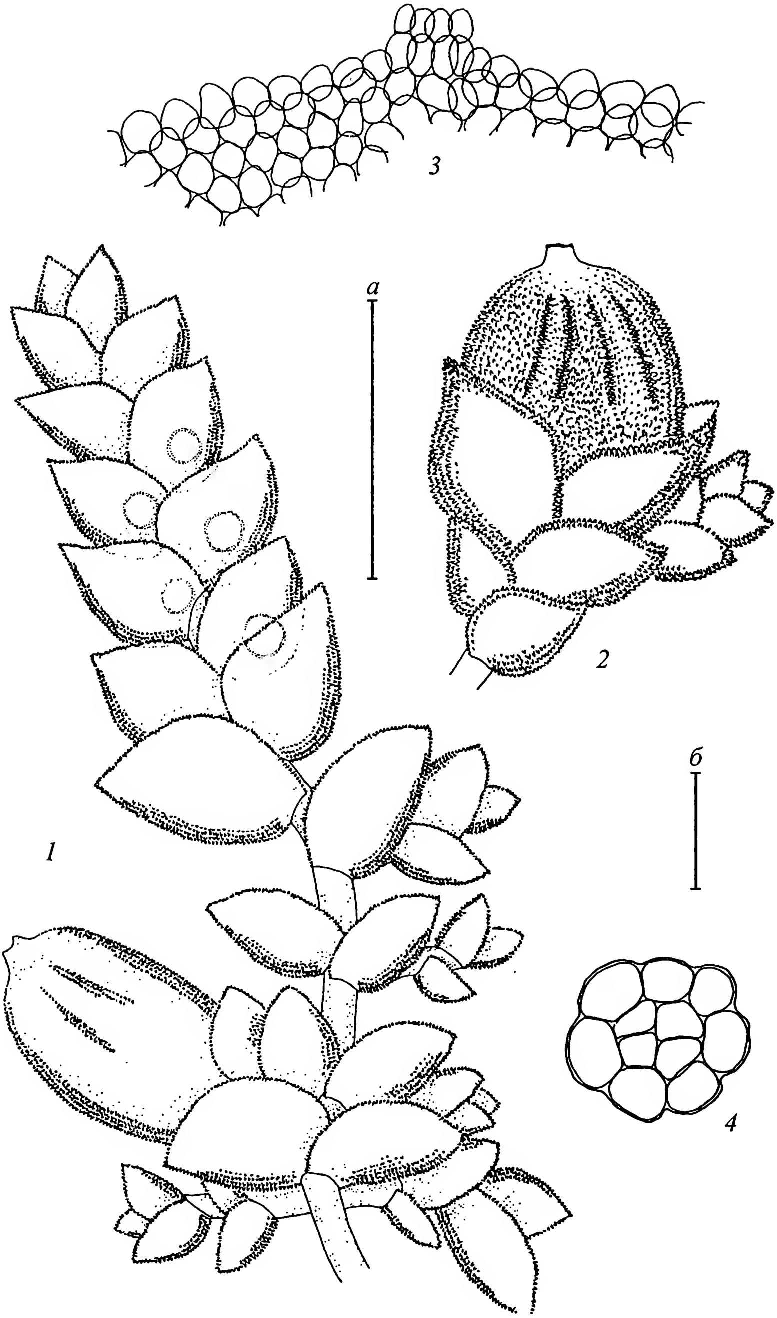


Рис. 1. *Cololejeunea subkodamae* Mizutani.

1 — побег с периантием и андроцеями, вид со спинной стороны; *2* — боковая веточка с периантием; *3* — устье периантия; *4* — поперечный срез стебля вблизи основания периантия. Масштабные линейки: *а* — 500 мкм для *1*, *2*; *б* — 50 мкм для *3*, *4* (Республика Тыва, Тоджинская котловина, 01 VII 1999, Бакалин, VLA).

tiana хорошо развиты по всей внешней поверхности спинной и брюшной лопасти; 2) зубчато-городчатым (а не только городчатым) краем листа с зубцами из 1—3 клеток в основании и 2—3 выс.

Экология. Произрастает на кальцийсодержащих породах и гнейсах в затенении или в основании стволов широколиственных пород, среди мхов и печеночников в широколиственных лесах.

Распространение. В России известен с Кавказа. Общее распространение: Европа, преимущественно в Средиземноморье. Известен практически из всех стран южной Европы. Наиболее северные нахождения лежат на север Великобритании и в северных областях Германии. На востоке достигает Карпатских гор и восточного Крыма на Украине и Балканского п-ова (Muller, 1957; Konstantinova et al., 1992). Приводится с крупных, прилежащих к Европе, островов: Балеарских, Корсика, Сицилия. Африка: Марокко. Азия: Турция, Иран (Paton, 1999).

Изученный образец. Кавказ, Кавказский государственный заповедник, Хостинский участок, 08 VIII 2002, М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова (KPABG).

Cololejeunea ornata A. Evans, 1938, Bryologist, 41 : 73.

Морфология. Растения зеленые до бледно-зеленых. Побеги 3—5 мм дл. и 0.3—0.4 мм шир. Стебель 40 мкм в диам., нерегулярно перисто ветвящийся, на поперечном срезе из 5 коровых клеток и одной срединной, с утолщенными стенками, но слабо выраженными угловыми утолщениями. Ризоиды немногочисленные, в тонких ковриках. Листья отстоящие; спинная лопасть выпуклая, яйцевидная, 0.18—0.25 мм дл. и 0.1—0.18 мм шир., с городчатым краем из-за мамиллозно выступающих клеток, верхушка заостренная, часто загнута на брюшную сторону побега; брюшная лопасть разнообразной формы, чаще всего овальная до яйцевидной, до 2/3 дл. листа вздутая в районе киля, первый зубец острый, 2-клеточный, второй зубец слабо выражен, часто представлен единственной выступающей клеткой; киль дуговидно выгнутый, зубчатый из-за выступающих клеток; стилий разнообразной формы, от 1-клеточного (очень редко, только у единичных листьев) до 3—8 клеток дл. и 2—3 клетки шир. с городчатым краем (рис. 2, 3). Клетки по краю спинной лопасти 5—8 мкм, в середине 10—14 × 6—10 мкм, в основании листа удлиненные, до 30 мкм дл., тонкостенные, с очень мелкими до отсутствующих угловыми утолщениями, мамиллозно выступающие, увенчивающиеся конической папиллой по всей внешней поверхности листа; масляные тельца 2—5 в клетке, сферические до яйцевидно-овальных, 3 × 3—5 мкм. Выводковые почки неизвестны. Однодомные (автеция). Андроцеи терминальные на коротких боковых веточках или на удлиненных ветвях, в 2—4 парах, антеридиальные листья около 1/2 длины стерильных. Гинецеи терминальные, на коротких боковых ветвях, обычно с одним подверхушечным побегом. Спинная лопасть перихециальных листьев яйцевидная, 0.22—0.26 мм дл. и 0.12—0.17 мм шир., с городчатым краем и острой верхушкой; брюшная лопасть до 4/5 дл. спинной, овальная, с городчатым краем. Периантий продолговатый, вздутый, 0.3—0.45 мм дл. и 0.22—0.35 мм в диам., с 5 острыми ребрами, густозубчатый из-за мамиллозно выступающих клеток.

Экология. Произрастает на известьсодержащих скалах, базальтовых камнях и гумусированных сланцах поверх мелких папоротников, мхов и крупных печеночников (например, *Porella*) в довольно хорошо освещенных и сухих местах.

Распространение. В России известен из нескольких точек на юге Приморского края (Гамбарян, 1992) и Комсомольского заповедника на юге Хабаров-

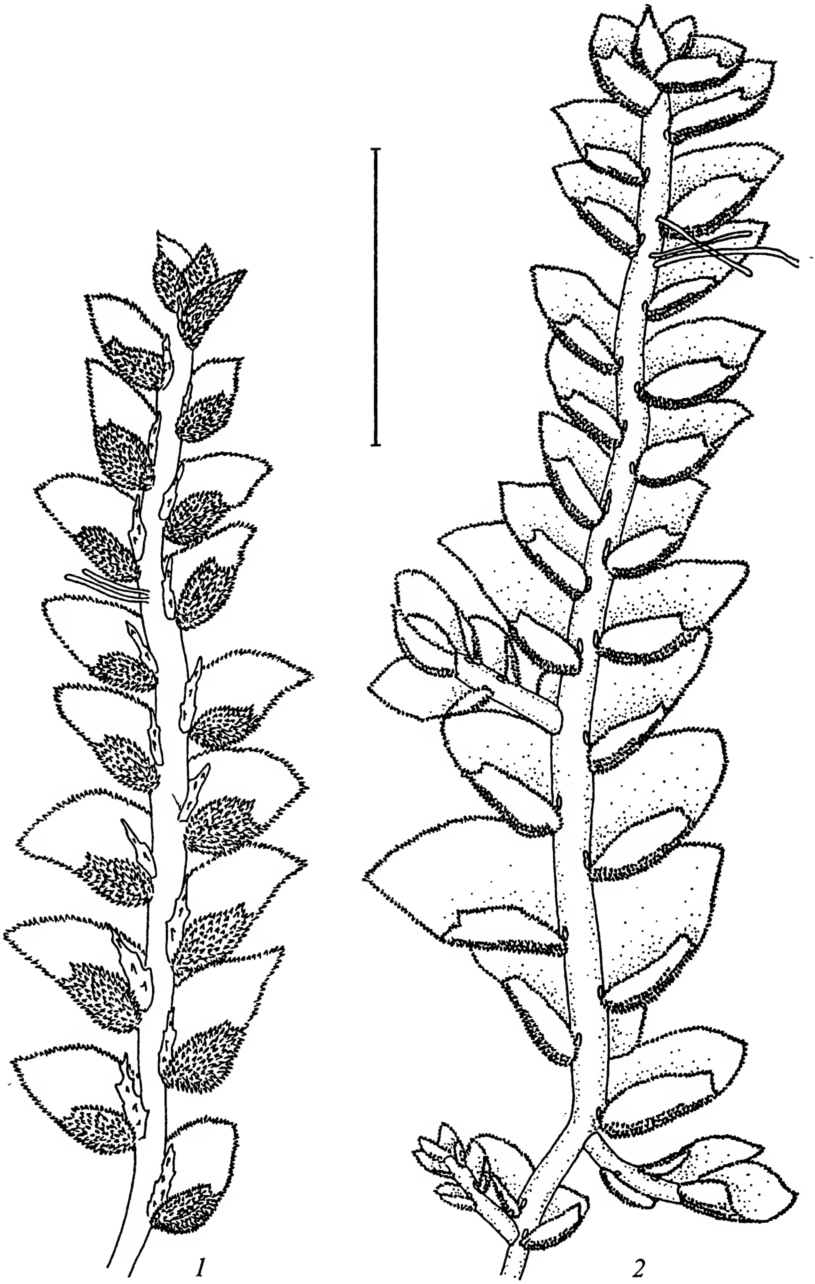


Рис. 2. *Cololejeunea ornata* A. Evans. (*1*), *Cololejeunea subkodamae* Mizutani (*2*).

1 — стерильный побег, вид с брюшной стороны (Приморский край, Красноармейский р-н, 20 VI 1991, С. К. Гамбарян, VLA); *2* — стерильный побег, вид с брюшной стороны (Республика Тыва, Тоджинская котловина, 01 VII 1999, Бакалин, VLA). Масштабная линейка — 500 мкм.

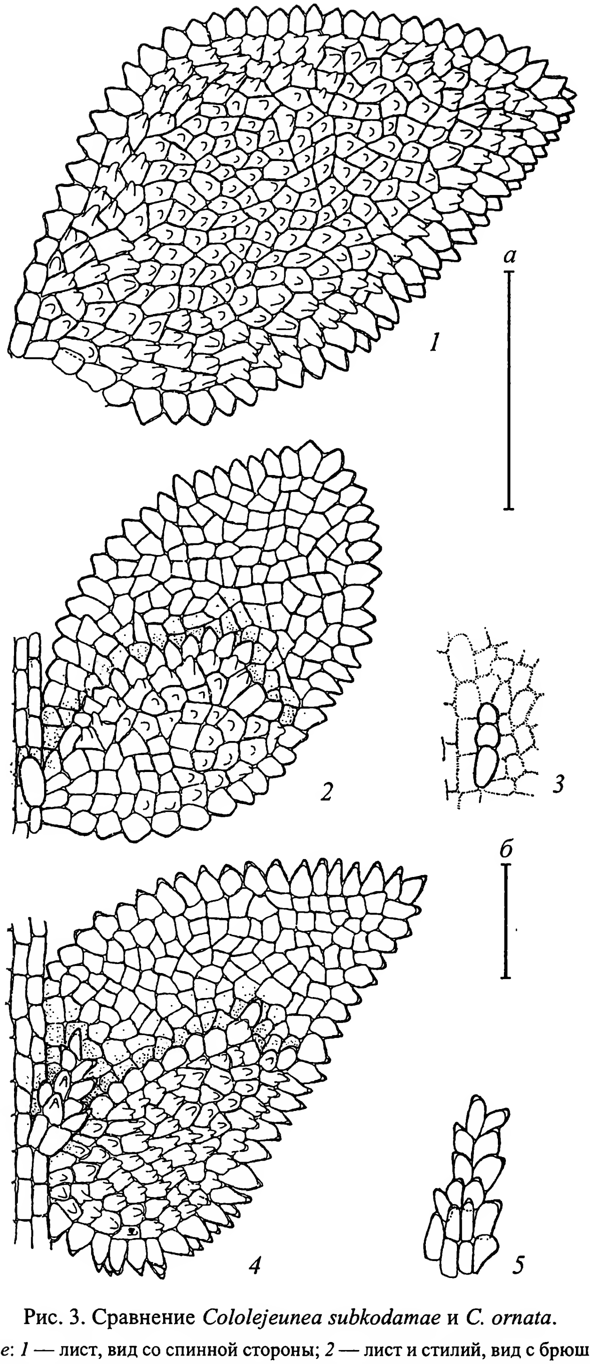


Рис. 3. Сравнение *Cololejeunea subkodamae* и *C. ornata*.

Cololejeunea subkodamae: *1* — лист, вид со спинной стороны; *2* — лист и стилий, вид с брюшной стороны; *3* — стилий (Республика Тыва, Тоджинская котловина, 01 VII 1999, Бакалин, VLA). *Cololejeunea ornata*: *4* — лист и стилий, вид с брюшной стороны; *5* — стилий (Приморский край, Красноармейский р-н, 20 VI 1991, С. К. Гамбарян, VLA). Масштабные линейки: *а* — 100 мкм для *1*, *2*, *4*; *б* — 30 мкм для *3*, *5*.

ского края (Черданцева, Гамбарян, 1989). Общее распространение: Япония (Mizutani, 1961), Корея (Yamada, Choe, 1997), Восточный Китай (Piippo, 1990), Северная Америка (штаты Теннеси, Южная Каролина и Флорида) (Schuster, 1980).

Изученный образец. Приморский край, Красноармейский р-н, 20 VI 1991, С. К. Гамбарян (VLA).

[*Cololejeunea calcarea* (Libert) Schiffn., in Engler et Prantl Nat. Pfl. 1895, 1, 3 : 122. *Lejeunea calcarea* Libert, 1820, Ann. Gen. Sc. Phys., 6 : 373].

Вид близок к *C. ornata*, от которого отличается: 1) гладкой поверхностью внешней стороны брюшной лопасти; 2) большим количеством масляных телец в клетках спинной лопасти (7—17) и 3) более толстым стеблем, 50—60 мкм в диам.

Экология. На камнях и скалах щелочных и кислых пород, обычно поверх и среди других мохообразных; в затенении широколиственными и хвойными породами.

Распространение. В России известен с Кавказа. Общее распространение: Европа: почти по всей территории, на севере достигает Норвегии, Дании и Швеции, на востоке обнаружен в Карпатах (Украина) и на Балканском п-ове, наиболее часто в присредиземноморских районах (Muller, 1957; Konstantinova et al., 1992). Также известен из прилегающих к Европе крупных островов: Балеарских, Сардинии, Фарерских. Азия: Турция (Paton, 1999).

Изученные образцы. Кавказ; Кавказский государственный заповедник, Хостинский участок, 01 VIII 2002, М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова (KRABG).

[*Cololejeunea macounii* (Spruce ex Underw.) A. Evans, 1902, Mem. Torrey Bot. Club, 8 : 171 — *Lejeunea macounii* Spruce ex Underw., 1890, Bull. Torrey Bot. Club, 17 : 259].

От всех известных в России видов *Cololejeunea* таксон отличается: 1) своеобразной формой папилл, развивающихся на мамиллозно выступающих клетках внешней поверхности листа, имеющих не коническую форму, а расширяющихся, образуя подобие шарика; 2) первый зубец брюшной лопасти несет на конце клетку, расширяющуюся в виде молоточка.

Экология. На коре деревьев и кустарников, в горных районах, в поясах вечнозеленых или листопадных лесов.

Распространение. Япония (в том числе Хоккайдо: Mizutani, 1961), Южная Корея (Yamada, Choe, 1997) и юго-восточный Китай (Piippo, 1990).

Благодарности

Автор признателен В. Я. Черданцевой (БПИ ДВО РАН) за предоставленные литературу и гербарный образец *Cololejeunea ornata*, Н. А. Константиновой (ПАБСИ КНЦ РАН) за ценные замечания.

Работа частично поддержана грантами Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-05-64137), ДВО РАН в 2005 и 2006 гг. и Фонда содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бакалин В. А., Молокова Н. И., Отнюкова Т. Н. К флоре печеночников Тоджинской котловины (Республика Тыва, Южная Сибирь) // Arctoa 2001. Т. 10. С. 19—26.

Гамбарян С. К. Антоцеротовые и печеночники Южного Приморья. Владивосток, 1992. 175 с.

Гамбарян С. К. Состояние изученности печеночных мхов юга Дальнего Востока России. Владивосток, 1993. 23 с.

Потемкин А. Д. Новые и малоизвестные для России печеночники с Камчатки и из Приморского края (Российский Дальний Восток) // Arctoa. 2003. Т. 12. С. 75—82.

Шляков Р. Н. Печеночные мхи. Морфология, Филогения, Классификация. Л., 1975. 148 с.

Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Л., 1976. Вып. 1. 77 с.; 1979. Вып. 2. 192 с.; 1980. Вып. 3. 188 с.; 1981. Вып. 4. 222 с.; 1982. Вып. 5. 196 с.

Черданцева В. Я., Гамбарян С. К. Мохообразные / З. М. Азбукина, В. Я. Черданцева (ред.). Грибы, лишайники, водоросли и мохообразные Комсомольского заповедника (Хабаровский край). Владивосток, 1989. С. 110—133.

Ahonen I. The taxonomic position of the genus *Nipponolejeunea* S. Hatt. // J. Hattori Bot. Lab. 2006. N 99. P. 319—342.

Bakalin V. A. The status and treatment of the genus *Hattoriella* (H. Inoue) H. Inoue // Arctoa. 2003. Vol. 12. P. 91—96.

Horikawa Y. Hepatics and Mosses of Shikotan Island // Mem. Arctic Museum. 1940. Vol. 47. P. 59—62.

Jones E. W. Liverworts and Hornwort Flora of West Africa. Meise, 2004. 443 p.

Konstantinova N. A., Potemkin A. D., Schlajkov R. N. Check-list of the *Hepaticae* and *Anthocerotae* of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 87—127.

Mizutani M. A revision of Japanese *Lejeuneaceae* // J. Hattori Bot. Lab. 1961. N 24. P. 115—302.

Mizutani M. Notes on the *Lejeuneaceae*. 11. *Cololejeunea spinosa* and its related species in Japan // J. Hattori Bot. Lab. 1986. N 60. P. 439—450.

Muller K. Die Lebermoose Europas. Leipzig, 1957. Aufl. 3. Lf 9. S. 1221—1365.

Paton J. A. The liverworts Flora of the British Isles. Colchester, 1999. 626 p.

Piippo S. Annoteted catalogue of Chinese *Hepaticae* and *Anthocerotae* // J. Hattori Bot. Lab. 1990. N 68. P. 1—192.

Sande Lacoste C. M. Synopsis Hepaticarum Javanicarum, adjectis quibusdam speciebus Hepaticarum novis extra Javanicis // Verh. Koninkl. Akad. 1856. Vol. 5. P. 1—112.

Schiffner V. Hepaticae / A. Engler et K. Prantl (eds). Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 1. Leipzig, 1895. T. 3. S. 3—141.

Schuster R. M. The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America. New York, 1980. 1334 p.

Smith E. J. E. The liverworts of Britain and Ireland. Cambridge, 1993. 340 p.

Yamada K., Choe D. M. A checklist of *Hepaticae* and *Anthocerotae* in the Korean Paninsula // J. Hattori Bot. Lab. 1997. N 81. P. 281—306.

SUMMARY

The description of morphology, ecology and distribution of 7 species of *Cololejeunea* (Spruce) Schiffn. (3 known from Asian part of Russia, 2 — from Caucasus and 2 may be found in East-Asian Russia) is provided. *C. subkodamae* Mizutani is recorded for the first time for Siberia.

УДК 561 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 7

© А. Г. Аблаев,[1] Ю-Фей Ван,[2] С. Г. Жилин,[3]
Чен-Сен Ли,[4] Д. В. Громыко[3]

НАХОДКА НОВОГО ВИДА *PTEROCELTIS* (*ULMACEAE*) В РАННЕПАЛЕОЦЕНОВОЙ ФЛОРЕ УЮНЯ (СЕВЕРО-ВОСТОК КИТАЯ)

A. G. ABLAEV, WANG YU-FEI, S. G. ZHILIN, LI CHENG-SEN, D. V. GROMYKO.
DISCOVERY OF THE NEW SPECIES OF *PTEROCELTIS* (*ULMACEAE*)
FROM THE EARLY PALAEOGENE WUYUN FLORA, NORTH-EAST CHINA

[1] Тихоокеанский океанологический институт РАН
Владивосток
E-mail: ablaev@poi.dvo.ru
[2] Институт ботаники, Академия наук Китая
Пекин 100093, Китайская Народная Республика
E-mail: wangyf@ibcas.ac.cn
[3] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: sgzhilin@yandex.ru
E-mail: dvgromyko@gmail.comE-mail: dvgromyko@gmail.com
[4] Институт ботаники, Академия наук Китая
Пекин 100093, Китайская Народная Республика
E-mail: lics@95777.com

Поступила 14.02.2007

Весьма богатая раннепалеоценовая флора Уюня была открыта на самой границе с Амурской обл. России, а именно на правобережье Амура, вблизи пос. Уюнь (Wuyun). Среди многочисленных представителей растений теплоумеренного или, скорее, субтропического типа, эта флора содержит также и вид рода *Pteroceltis* (*P. sinensis* sp. nov.), представленный в коллекции пока единственным отпечатком листа (с противоотпечатком). Это первая находка в ископаемом состоянии монотипного рода *Pteroceltis*. Ныне *P. tatarinovii* Maxim. произрастает в центральной части Китая.

Ключевые слова: *Pteroceltis*, Амур (Хэйлунцзян), Уюнь, ранний палеоцен.

Растительный комплекс из Уюньского захоронения собран в пределах ныне активно разрабатываемого угольного карьера на окраине пос. Уюнь, вблизи г. Цзяинь на правом берегу р. Амур (Хэйлунцзян): 48°47′44 с. ш., 127°30′00 в. д.; провинция Хэйлунцзян, северо-восток Китая. Слои с многочисленными и хорошей сохранности отпечатками листьев, плодов и семян, подстилаемые угленосными слоями, рассматриваются в составе формации Уюнь. Первоначально флору Уюня изучили и описали Юн-Рон Тао и Сян-Жен Сён (Tao, Xiong, 1986; Xiong, 1986; Tao, 2000). Всего было установлено 53 вида (виды с цельнокрайными листьями составляют 40 %) из 39 родов, принадлежащих 28 семействам. Тем самым был установлен состав хвойно-широколиственного леса, произрастающего в условиях гумидного умеренно-теплого или субтропического климата. Заключение о маастрихтско-датском возрасте флоры Уюня Юн-Рон Тао обосновывала близостью с рядом позднемеловых флор Востока Азии и Северной Америки благодаря обнаружению в ее составе представителей родов *Cladophlebis* (разные виды), *Sequoia*, *Menispermites*, *Credneria*, *Protophyllum* (разные виды), *Pseudoprotopyllum*, *Tiliiphyllum* совместно с многочисленными крупнолистными *Trochodendroides*. Одновременно обращалось внимание на присутствие в составе флоры видов *Alnus*, *Betula*, *Cyclocarya*, присущих обычно эоценовым и даже более молодым по возрасту флорам.

Начатые в 1999 г. совместные российско-китайские геолого-палеонтологические исследования по корреляции верхнемеловых и третичных отложений по берегам Амура на основе детального изучения ископаемых растений определили необходимость дополнительного изучения весьма представительной уюньской флоры. Уже на самом предварительном этапе исследования растительных остатков из коллекции, собранных нашими предшественниками и нами на территории Уюньского угольного карьера, удалось установить в ее составе довольно значительное количество видов, характерных скорее для раннетретичных (Feng et al., 2000), а не позднемеловых флор. Дальнейшее изучение флоры позволило увеличить число видов, представленных *Woodwardia*, *Ulmus*, *Betula*, *Populus*, *Acer*, *Vitis*, и других родов, характерных для палеоценовых и эоценовых флор севера Евразии и Северной Америки, и резко сократить число видов, отождествляемых иногда без должной аргументации, с типично позднемеловыми видами родов *Cladophlebis*, *Credneria, Pseudoprotopyllum* и др. (Аблаев и др., 2001; Feng et al., 2002; Feng et al., 2003; Wang et al., 2006).

В составе флоры преобладают хвойные и покрытосеменные. Хвойные представлены *Taxodiaceae* и *Cupressaceae*, количественно преобладает *Metasequoia*. Среди цветковых растений ведущее положение занимает род *Trohodendroides* с листьями разных морфотипов, описанных Юн-Рон Тао и Сян-Жен Сён под разными родовыми названиями, в том числе как *Bauhinia gracilis* Tao. В установленном нами и предыдущими исследователями составе леса, сложенного широколиственными листопадными видами с весьма незначительным содержанием вечнозеленых растений, заметное участие принимают перечисленные далее виды. Это, прежде всего, ильмовые (*Ulmus furcinervis* (Borsuk) Ablaev; их листья прежде описывались как *Planera* cf. *microphylla* Newb. и *Sorbaria wuyungensis* Tao). Далее это кленовые (*Acer arcticum* Heer; большая часть этих листьев описывалась как *Ampelopsis acerifolia* (Newb.) R. W. Braun). А также кизиловые (*Beringiaphyllum pseudoantiquum* (Golovneva) Manchester, Crane et Golovneva и *Amersinia obtrulata* Manchester, Crane et Golovneva; их растительные остатки присоединялись к группе вымерших платанообразных *Credneira* и *Protophyllum* и к роду *Trochodendron*; Feng et al., 2002). Помимо того, нами установлены виды, принадлежащие *Liquidambar*, *Pteroceltis* (ниже приводится его описание), *Tilia*, *Saxifraga*, *Nyssa*, *Fraxinus*, *Ampelopsis*, *Strelitzia* и др. Папоротники, составляющие нижний покров леса, представлены видами родов *Woodwardia*, *Osmunda* и *Dryopteris* (Wang et al., 2006).

По составу флора Уюня близка датской кивдинской флоре Зейско-Буреинской впадины Приамурья. Флора Уюня, по А. И. Камаевой (1990), позднедатская, а по М. А. Ахметьеву с соавт. (2002) — зеландско-танетская. Много общего у флоры Уюня с датской тахобинской флорой Приморья (Аблаев, 1974). Ряд общих или близких видов устанавливается с датско-эоценовыми флорами Сахалина (Сычева, 1977; Кодрул, 1999), Северного Приохотья (Аблаев, 1985) и Западной Камчатки (Гладенков и др., 1997). Обстоятельные многолетние исследования Зейско-Буреинского осадочного бассейна, проведенные М. А. Ахметьевым (Ахметьев, Кодрул, 2006; Ge Sun et al., 2006, и др.), показали, что флора кивдинских терригенных слоев, подстилаемых основным продуктивным пластом на Райчихинском буроугольном месторождении в Приамурье, соответствует флоре Уюня. Состав этой позднедатской — зеландской (?) — флоры определяют различные хвойные, включая *Pinus* и *Picea* (листья и шишки) и березовые, определяемые как *Betula* spp. и *Alnus* spp. (листья и сережки). К числу характерных для кивдинской флоры относятся виды *Ulmus furcinervis*, *Alnus* sp., *Betula sachalinensis* Heer, *Myrica burejensis* Kamaeva и *Koelreuteria* sp.

Ulmaceae

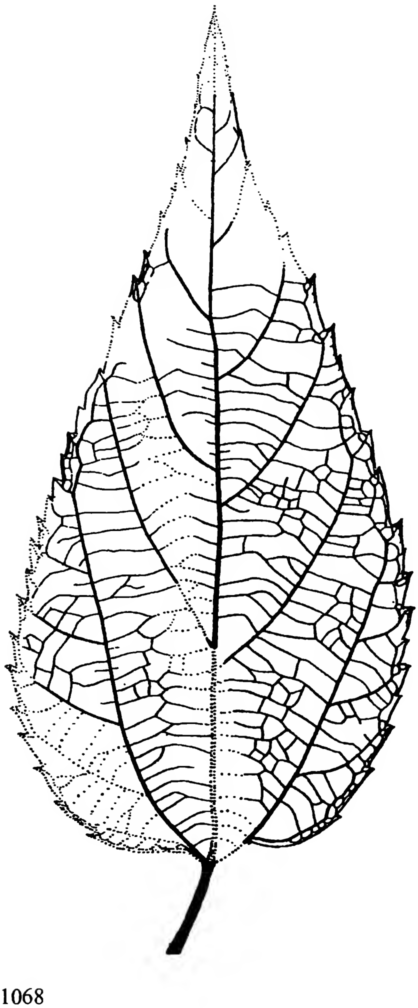
Pteroceltis sinensis Ablaev, Y. F. Wang et Zhilin sp. nov.

Табл. I, *1—3*; II; III, *1*; см. рисунок

Blade oblong-ovate, 6.2(6.6) cm long and 3.2 cm wide, with a truncated unequal-sided base and an elongated-cuspidate apex. Venation pinnate-brochidodromous, margin dentate from almost the base. Secondaries few; veins of the basal pair well distinct, sending off from their outer side a series of branchings, 5 to 7 per each half of the blade (basal vein naked at the base in one half of the blade); four upper pairs alternate, broadly and unevenly spaced; slightly pronounced web-like veins observable close to the apex. All veins and their branchings curving up, forking, and forming a row of angular loops at the margin while sending off short branchings to the teeth. Tertiaries perpendicular to the midvein, 6—7 pairs per 1 cm of length, simple or branched; multiply forked terminal branchings developed in the fine network formed by veins of the 6th order. Teeth distinctly triangular to minute and faint notch-like at the apex. Petiole thin, length of preserved part 0.8 cm.

Holotype. Imprint of a leaf. Specimen 52377. Lower Palaeocene, right bank of the Amur (Heilongjiang) River, Wuyun coal mine, Jiayin County, Heilongjiang Province. Repository of the National Museum of Plant History of China, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. — pl. I, fig. 3.

Лист простой, пластинка продолговато-яйцевидная, 6.2(6.6) см дл. и 3.2 см шир., с усеченным неравнобоким основанием и удлиненно-остроконечной верхушкой. Жилкование перисто-петлевидное, край зубчатый почти от основания. Жилки базальной пары супротивные или возможно чуть отстоящие друг от друга, несколько уступающие по толщине средней выпрямленной жилке, отходят под углом 50—55° и затем плавно изгибаются кверху, достигая почти ее середины на одной половине пластинки и основания верхней половины пластинки — на другой, с наружной стороны отсылают ряд базископических ответвлений (от 5 ответвлений на укороченной жилке и отходящей под более открытым углом до 6—7 ответвлений на другой более протяженной жилке и с меньшим углом отклонения); вышерасположенные вторичные жилки немногочисленны (4 пары, не считая едва видимые нитевидные жилочки в примакушечной части), размещены в очередном порядке, расставлены широко и неравномерно, из них нижняя пара жилок отстоит от



Реконструкция ископаемого листа *Pteroceltis sinensis* из нижнего палеоцена Уюня (северо-восток Китая), по отпечатку 52377 и противоотпечатку 52377А, ×1.5.

основания боковых жилок на расстоянии 1.3—1.5 см, базископические ответвления единичны; все жилки и их ответвления по мере приближения к краю заметно истончаются, вблизи края изгибаются к верхушке, разветвляются (одно из ответвлений соединяется с ответвлением вышерасположенной жилки, с образованием угловатых петель, другое ответвление иной протяженности следует непосредственно в край, в свою очередь ветвится) в зубец и дно выемки между зубцами направляются тонкие, укороченные веточки, вдоль края пластинки просматриваются еще 1—2 ряда мелких петель (из них наружный ряд едва просматривается); сеть третичных жилок, перпендикулярных к средней и вторичным жилкам, выражена рельефно, 6—7 на 1 см длины, простые или разветвленные, параллельные друг другу, в мелких полигональных ячеях, 0.2—0.3 см в поперечнике, образованных жилками 6-го порядка, развиты многократно ветвящиеся конечные веточки. Край в основании пластинки цельный (жилка на одной половине пластинки у самого основания оголена), зубчатость появляется с разветвленного окончания первого снизу ответвления базальной жилки, в примакушечной части зубцы мелкие в виде зазубрин, слабо различимые, широко расставлены, на большей части пластинки зубцов, 3—5 на 1 см длины, неравновеликие, треугольных очертаний, неравнобокие (с короткой почти выпрямленной апикальной стороной и широкой уплощенной или слегка выпуклой базальной стороной), до 2—4 см шир., с короткозаостренной верхушкой, направленной кверху или отвернутой в сторону. Черешок относительно нетолстый, до 1 мм шир., сохранившаяся часть черешка 0.8 см.

Голотип: Отпечаток листа, экз. 52377, нижний палеоцен, буроугольный карьер, надугленосная глинисто-алевритовая пачка Уюньской угленосной формации, окрестности пос. Уюнь, правобережье Амура (Хэйлунцзян), район Цзяинь, провинция Хэйлунцзян, Северо-восток Китая. Хранилище Национального музея истории растений Китая, Институт ботаники, Пекин.

Исследованные экземпляры: отпечаток с противоотпечатком, без верхушки, с обломанным основанием на одной половине пластинки (лист ближе к основанию расщеплен вдоль средней жилки, кончик верхушки обломан), экз. 52377 и 52377А.

Название вида произведено от позднелатинского именования страны (Sina — Китай), где впервые обнаружены ископаемые остатки современного монотипного рода *Pteroceltis* (*P. tatarinovii* Maxim. — табл. III, *2*).

Это первая находка *Pteroceltis* в ископаемых флорах Китая. Сближается с современным видом *Pteroceltis tatarinovii*, распространенного в Центральном Китае, который отличается наиболее примитивным строением древесины в сем. *Ulmaceae* и рассматривается как самый примитивный член порядка *Urticales* (Тахтаджян, 1966 : 126).

Благодарности

Авторы благодарны за помощь в подготовке статьи к печати И. А. Ильинской.

Работа выполнялась при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект РФФИ-ГФЭН Китая № 05-04-39023)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А. Г. Позднемеловая флора Восточного Сихотэ-Алиня и ее значение для стратиграфии. Новосибирск, 1974. 180 с.

Аблаев А. Г. Флоры Корякско-Камчатской области и вопросы стратиграфии континентального кайнозоя. Владивосток, 1985. 60 с.

Аблаев А. Г., Ли Ч.-С., Громыко Д. В., Ван Ю.-Ф., Фен Г.-П. К вопросу о возможности установления точного возраста палеоценовой флоры Уюня (С.-В. Китая) // Тез. IV чтений памяти А. Н. Криштофовича. Палеоботаника на рубеже веков: итоги и перспективы (СПб., 2—3 февраля 2000 г.). СПб., 2001. С. 5—6.

Ахметьев М. А., Кезина Т. В., Кодрул Т. М., Манчестер С. Стратиграфия и флора пограничных слоев мела и палеогена юго-восточной части Зейско-Буреинского осадочного бассейна // Сб. памяти чл.-корр. АН СССР, проф. В. А. Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М., 2002. С. 275—315.

Ахметьев М. А., Кодрул Т. М. Особенности эволюции биосферы в переходном интервале от мела к палеогену // Тр. Геол. ин-та. Вып. 580: Причинно-следственные связи и факторы глобальных биосферных перестроек в фанерозое. М., 2006. С. 77—82.

Гладенков Ю. Б., Шанцер А. Е., Челебаева А. И. и др. Нижний палеоген Западной Камчатки (стратиграфия, палеогеография, геологические события). М., 1997. 367 с. (Тр. ГИН РАН; Вып. 488).

Камаева А. М. Стратиграфия и флора пограничных отложений мела и палеогена Зейско-Буреинской впадины. Хабаровск, 1990. 86 с.

Кодрул Т. М. Фитостратиграфия палеогена Южного Сахалина. М., 1999. 150 с. (Тр. ГИН РАН; Вып. 519).

Сычева О. А. Раннепалеогеновая флора Углегорского района и ее значение для стратиграфии // Фауна и флора кайнозоя северо-запада Тихоокеанской области (Южный Сахалин). Владивосток, 1977. С. 3—38.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 611 с.

Feng G.-P., Wang Y.-F., Li C.-S. Reconsideration of the geological age of the Wuyun Formation, Heilongjiang Province, China // Chin. Bull. Bot. 2000. Vol. 17 (Suppl.). P. 74—83 (in Chinese with English abstract).

Feng G.-P., Ablaev A. G., Wang Y.-F.; Li C.-S. Paleocene Wuyun flora in Northeast China: *Amersinia* and *Beringiaphyllum* of *Cornaceae sensu* // Acta Botanica Sinica. 2002. Vol. 44. N 4. P. 481—487.

Feng G.-P., Ablaev A. G., Wang Y.-F., Li C.-S. Paleocene Wuyun flora in Northeast China: Ulmus furcinervis of Ulmaceae // Acta Botanica Sinica. 2003. Vol. 45. N 2. P. 146—151.

Ge Sun, Akhmetiev M. A. The Cretaceous — Tertiary transition deposits and flora in Heilongjiang (Amur) river area and their changing peculiarity // Ancient life and modern approaches: Abstracts of the 2nd Internatl. Palaeontol. Congr., June 17—21, Beijing, China. 2006. P. 526—527.

Tao J.-R. The evolution of the Late Cretaceous—Cenozoic floras in China. Beijing, 2000. 282 p. (in Chinese).

Tao J.-R., Xiong X.-Z. The latest Cretaceous flora of Heilongjiang Province and the floristic relationship between East Asia and North America // Acta Phytotaxonomica Sinica. 1986. Vol. 24. N 1. P. 1—15; N 2. P. 121—135 (in Chinese with English abstract).

Wang Qing, Ablaev A. G., Wang Y.-F., Li C.-S. Paleocene Wuyun flora in Northeast China: *Woodwardia bureiensis*, *Dryopteris* sp. and *Osmunda sachalinensis* // Acta Phytotaxonomica Sinica. 2006. Vol. 44. N 6. P. 711—719.

Xiong X.-Z. Paleocene flora from the Wuyun Formation in Jiayin of Heilongjiang // Acta Palaeont. Sinica. 1986. Vol. 25. P. 571—576 (in Chinese with English abstract).

SUMMARY

A quite rich Early Palaeocene flora has been discovered in China at very boundary with the Amur Region of Russia, namely at the right bank of the Amur River near the Wuyun village, Jiayin County, Heilongjiang Province. Among numerous plants of the warm-temperate or rather subtropical type, the Wuyun floral contains a species of *Pteroceltis* (*P. sinensis* sp. nov.) represented in the collection so far by a single leaf impression (with a counterpart). This is the first finding of the monotypic genus *Pteroceltis* in the fossil state. The genus (*P. tatarinovii* Maxim.) is presently distributed in the central part of China.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9

© Г. А. Лазьков, М. Р. Ганыбаева, К. Р. Токтосунова

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ДЛЯ ФЛОРЫ КИРГИЗИИ

G. A. LAZKOV, M. R. GANYBAEVA, K. R. TOKTOSUNOVA.
NEW AND RARE SPECIES FOR THE FLORA OF KIRGHIZIA

Биолого-почвенный институт НАН Кыргызстана, Лаборатория флоры
Кыргызстан, 720071, Бишкек, пр. Чуй, 265
E-mail: glazkov1963@mail.ru

Поступила 23.01.2007

Приводятся сведения о видах, новых для Киргизии в целом или для ее отдельных регионов.

Ключевые слова: новые для флоры виды, новые находки, Киргизия.

При определении материалов, собранных в экспедиции на территории Киргизии в 2006 г., а также просмотре ранее собранного материала, хранящегося в Гербариях Биолого-почвенного института НАН Кыргызстана (КР) (FRU) и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, были обнаружены не приводившиеся ранее для республики виды. Для других, уже известных из Киргизии видов, указаны новые местонахождения, значительно расширяющие представления об их ареале. Все цитированные образцы переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), дубликаты находятся в Гербарии Биолого-почвенного института НАН КР (FRU). Аннотированный список находок приводится ниже.

Juniperus sibirica Burgsd.

При широком распространении данного вида в Средней Азии для Алайского хребта он не отмечался (Пахомова, 1968). Нами собраны следующие образцы: «Алайский хребет, южный макросклон, ущелье р. Оксу, ~2500 м, 39°31′ N, 71°40′ E, 20 VII 2006, Г. А. Лазьков».

Festuca tzveleviana Lazkov

Вид, недавно описанный нами с Атойнокского хребта из бассейна р. Кара-Кульджа (приток р. Узун-Ахмат) (Лазьков, 2004), является новым для Ферганского хр.: «ущелье р. Карасу, h ~ 1250 м, 41°39′ N, 72°49′ E, 30 VI 2006, Г. А. Лазьков».

Eremurus stenophyllus (Boiss. et Buhse) Baker.

Новый вид для флоры Киргизии: «Туркестанский хребет, северный макросклон, близ г. Сулюкта, окр. пос. Кошбулак, 25 VI 2006, М. Ганыбаева; там же, по дороге от г. Сулюкта к с. Карабулак, 10 VI 2006, она же».

Gagea subtilis Vved.

Новый вид для флоры Киргизии: «Туркестанский хребет, северный макросклон, северо-восточная часть Сулюкта, близ пос. Кошбулак, местность Хоросон, ниже арчевого редколесья, каменисто-щебнистый склон, 14 VI 2006, М. Р. Ганыбаева; там же, близ ущелья Тытты, арчевые редколесья с миндалем, вишней и жимолостью, 14 VI 2006, она же; там же, близ пос. Кошбулак, склоны Кошкат, каменистые адыры возле шахты, 15 VI 2006, она же». Ранее вид был известен только с хр. Моготау и Туркестанского хребта за пределами Киргизии (Введенский, 1971а).

G. chitralensis S. Dasgupta et Deb.

Этот новый для флоры Киргизии был определен по нашим сборам И. Г. Левичевым: «Туркестанский хребет, северный макросклон, северо-восточная часть Сулюкта, близ пос. Кошбулак, склоны Кошкат, каменистые адыры возле шахты, 15 VI 2006, М. Р. Ганыбаева». Вид относительно недавно был описан (Dasgupta, Deb, 1983). Тип вида происходит из Пакистана (Читрал), а паратип — из Узбекистана (окр. Ташкента).

Allium griffithianum Boiss.

Новый вид для флоры Киргизии: «Туркестанский хребет, северный макросклон, Ляйлякский р-н, с. Тогузбулак, 7 VI 2006, М. Ганыбаева; там же, с. Карабулак, 6 V 2006, она же; там же, северо-западная часть г. Сулюкта, близ пос. Кошбулак, отщелок Тытты, арчевые редколесья с миндальниками, 24 IV 2006, она же; там же, пос. Кирпичный, близ г. Сулюкта, 20 IV 2006, она же». Ранее вид был известен из сопредельных районов Таджикистана (Введенский, 1963).

A. mogoltavicum Vved.

Новый вид для флоры Киргизии: «Туркестанский хребет, северный макросклон, левая сторона р. Ляйляк, сай Кушлик, 20 V 2006, М. Ганыбаева». Ранее вид был известен только с хр. Моголтау (Введенский, 1971б). *A. mogoltavicum* незначительно отличается несколько меньшей длиной (и ? цветом) лепестков от *A. taeniopetalum* M. Pop. et Vved. Растения из Киргизии обладают промежуточной длиной лепестков между *A. mogoltavicum* и *A. taeniopetalum*, а также одиночными листьями. Однако, как показывает изучение гербарного материала по *A. taeniopetalum*, число листьев у этого близкого к *A. mogoltavicum* вида варьирует, и у молодых растений листья могут быть одиночными. По-видимому, сходной изменчивостью обладает и *A. mogoltavicum*, у которого молодые растения, подобные нашим, тоже могут иметь одиночные листья.

Asparagus ferganensis Vved.

Вид был известен из Ферганской долины (Пазий, 1971). Новый вид для Сусамырского хребта: «южный макросклон, близ с. Кара-Джигач, h = 682 м, 41°37′38″ N, 72°38′57″ E, 09 VI 2006, Г. А. Лазьков».

Anthochlamis tjanschanica Iljin ex Aell.

Новый вид для Внутреннего Тянь-Шаня: «близ слияния рек Кокомерен и Джумгал, пестроцветы, 1 VIII 2006, Г. А. Лазьков». Ранее был известен с Западного Тянь-Шаня (Пратов, 1972).

Gamanthus commixtus Bunge.

Новый вид для Туркестанского хребта: «северный макросклон, близ г. Сулюкта, окр. пос. Кошбулак, 9 V 2006, М. Ганыбаева». У. Пратов (1972) приводит этот вид для Западного Тянь-Шаня, Западного и Южного Памиро-Алая.

G. ferganicus Iljin.

Новый вид для Сусамырского хребта: «южный макросклон, близ с. Кара-Джигач, h = 682 м, 41°37′38″ N, 72°38′57″ E, 9 VI 2006, Г. А. Лазьков». Ранее был известен только из Ферганской долины (Пратов, 1972).

Crambe schugnana Korsh.

Первая находка в Тянь-Шане: «Сусамырский хребет, южный макросклон, близ с. Кара-Джигач, 21 V 2005, Г. А. Лазьков; там же, 21 V 2005, он же; там же, h = 682 м, 41°37′38″ N, 72°38′57″ E, 9 VI 2006, он же». Ранее на территории Киргизии был известен только с Алайского хребта (Ковалевская, 1974). В найденной нами популяции преобладают растения с голыми или имеющими щетинистое опушение листьями, в отличие от памироалайских растений, обладающих опушением преимущественно из звездчатых волосков.

Reseda lutea L.

Достаточно редко встречающийся в Средней Азии вид (Саркисова, 1974). Впервые указывается для Туркестанского хребта: «северный макросклон, близ г. Сулюкта, окр. пос. Кошбулак, 28 V 2006; М. Ганыбаева».

Rosularia borissovae Pratov.

Новый вид для флоры Киргизии: «Пскемский хребет, ущелье р. Кара-Корум, h = 2500 м, 41°49′ N, 70°45′ E, 22 VI 2006, Г. А. Лазьков; хр. Кумбель, близ слияния рек Терс и Чапчама, h = 1591 м, 41°36′43.3″ N, 70°50′14″ E, 25 VI 2006, он же». В «Определителе растений Средней Азии» (Пратов, 1974) вид был указан только для Узбекистана (хребты Угамский и Коржантау). В протологе (Пратов, 1974) для этого вида указываются бледно-розовые цветки. В живом состоянии у наших растений они были внутри желтоватыми, снаружи по жилкам коричневато-розоватыми.

Astragalus maverranagri M. Pop.

Новый вид для Сусамырского хребта: «бассейн р. Чичкан, предгорья Каракаш на восточной окраине п. г. т. Токтогул, пестроцветы, каменисто-щебнистая почва, 15 V 2006, К. Р. Токтосунова». Вид только недавно был приведен для территории Киргизии. Растения из Киргизии удалены от основного ареала вида и отличаются густо белоопушенными стеблями, обычно более узкими листьями и, возможно, относятся к особой расе.

A. petkoffii M. Pop.

Новый вид для Туркестанского хребта: «северный макросклон, с. Карабулак, 6 V 2006, М. Ганыбаева». Это крайняя юго-западная точка распространения вида. Ранее он был известен с Чу-Илийских гор, хребтов Таласского, Киргизского, Ферганского, Алайского и Кавак-Тоо (Сарксиова, 1981).

A. sprуginii M. Pop.

Новый вид для Сусамырского хребта: «Кетмень-Тюбинская котловина, горы Шамшикал, Ничке-Сай, h = 903 м, 41°49′54″ N, 73°02′59″ E, 3 VII 2006, Г. А. Лазьков». Ранее был известен с хребтов Ферганского, Чаткальского и Моголтау (Виноградова, 1981).

Hedysarum cumuschtanium Sultanova

Новый вид для Чаткальского хребта: «спуск с перевала Чапчама в ущелье р. Касансай, арчевник, 26 VI 2006, Г. А. Лазьков». Ранее был известен с Таласского, Киргизского (Ковалевская, 1981) и Сандалашского хребтов.

H. parvum Sultanova

Новый вид для Пскемского хребта: «ущелье р. Кара-Корум, h = 2500 м, 41°49′ N, 70°45′ E, 22 VI 2006, Г. А. Лазьков». Ранее был известен только из классического местонахождения на Чаткальском хребте (Ковалевская, 1981).

Vicia cinerea Bieb.

Новый вид для Киргизии: «Туркестанский хребет, северный макросклон, пос. Кирпичный близ г. Сулюкта, 20 IV 2006, М. Ганыбаева». Был известен с Туркестанского хр. (Пратов, 1981) за пределами Киргизии, во «Флоре Киргизской ССР» (Айдарова, 1957) не указывался.

V. tetrasperma (L.) Schreb.

Новый вид для Внутреннего Тянь-Шаня: «хр. Кавак-Тоо, в 10 км южнее с. Кызыл-Ой, 1 VIII 2006, Г. А. Лазьков».

Haplophyllum bungei Trautv.

Новый вид для Киргизии: «Ошская обл., Токтогульский р-н, в 5—6 км от пос. Таш-Кумыр к востоку, предгорья, полупустыня, 29 VI 1976, Б. А. Султанова». Был известен из Ферганской долины (Ковалевская, 1983) за пределами Киргизии, отсутствует во «Флоре Киргизской ССР» (Никитина, 1957). В Гербарии (FRU) данные образцы были неправильно определены как *H. versicolor* Fisch. et Mey.

H. robustum Bunge

Новый вид для Киргизии: «Ферганская долина, в 36 км северо-восточнее г. Баткен, ~740 м, 40°17′ N, 71°06′ E, 17 VI 2006, Г. А. Лазьков». Был известен из Ферганской долины (Ковалевская, 1983) за пределами Киргизии, отсутствует во «Флоре Киргизской ССР» (Никитина, 1957).

Euonymus koopmannii Lauche.

Новый вид для хр. Кавак-Тоо: «между селами Мин-Куш и Сары-Булун, h = 1707 м, 41°42′26.4″ N, 74°20′51.8″ E, 06 VII 2006, Г. А. Лазьков».

Convolvulus pilosellifolius Desr.

Новый вид для Западного Тянь-Шаня: «южные отроги Чаткальского хребта, в 22 км юго-западнее с. Ала-Бука, h = 1000 м, 41°13′ N, 71°23′ E, 27 VI 2006, Г. А. Лазьков».

Stachys betoniciflora Rupr.

Новый вид для Туркестанского хребта: «северный макросклон, урочище Тоо-Джайлоо, отщелок Садир, можжевеловые леса, 28 VI 2006, М. Ганыбаева».

Anaphalis sarawschanica (C. Winkl.) B. Fedtsch.

Новый вид для Киргизии: «Алайский хребет, северный макросклон, ущелье р. Коксу (р-н Шахимардана), скалы, h = 3200 м, 39°52′ N, 71°55′ E, 16 VIII 2006, Г. А. Лазьков». Вид отсутствует во «Флоре Киргизской ССР» (Арбаева, 1965).

Tanacetopsis korovinii Kovalevsk.

Вид был известен только по типовому материалу с Ферганского хребта (Ковалевская, 1986). Нами найден на хр. Кавак-Тоо «между селами Мин-Куш и Сары-Булун, h = 1707 м, 41°42′26.4″ N, 72°20′51.8″ E, 3 VIII 2006, Г. А. Лазьков».

Lactuca mira Pavl.

Новый вид для Пскемского хребта: «ущелье р. Кара-Корум, h = 3500 м, осыпь, 25 VIII 2006, Г. А. Лазьков». Ранее был известен с Таласского и Угамского хребтов (Камелин, 1993). Цитированных во «Флоре Киргизской ССР» (Айдарова, 1965) материалов с Таласского хребта (ущелье р. Сулю-Бакаир) в Гербарии FRU обнаружить не удалось.

Cousinia alaica Tschern.

Новый вид для Туркестанского хребта: «урочище Тоо-Джайлоо, отщелок Садир, выше арчевого леса, 25 VI 2006, М. Ганыбаева». Ранее был известен с Алайского и Заалайского хребтов (Чернева, 1993).

C. verticillaris Bunge

Новый вид для Киргизии: «Туркестанский хребет, северный макросклон, урочище Тоо-Джайлоо, отщелок Садир, выше арчевого леса, 29 VI 2006, М. Ганыбаева». Ранее вид был известен с Туркестанского хр. (Чернева, 1993), но за пределами Киргизии, отсутствует во «Флоре Киргизской ССР» (Чернева, Никитина, 1965).

Plagiobasis centauroides Schrenk

Новый вид для Сусамырского хребта: «Кетмень-Тюбинская котловина, горы Шамшикал, Ничке-Сай, h = 903 м, 41°49′54″ N, 73°02′59″ E, 3 VII 2006, Г. А. Лазьков».

Rhaponthicum namanganicum Iljin.

Новый вид для Пскемского хребта: «ущелье р. Кара-Корум, h = 2500 м, 41°49′ N, 70°45′ E, 22 VI 2006, Г. А. Лазьков». Ранее был известен с Чаткальского и Угамского хребтов (Махмедов, 1993).

Благодарности

Авторы благодарны О. В. Черневой за помощь в определении видов рода *Cousinia* Cass. и И. Г. Левичеву за определение видов рода *Gagea* Salisb.

Исследование осуществлялось при финансовой поддержке проекта Международного научно-технического центра (МНТЦ), грант KR-973: «Сохранение и использование гермоплазмы дикорастущей флоры Кыргызстана для решения генетико-селекционных и народнохозяйственных задач» («Conservation and use of germoplasm of Kyrgyzstan's wild flora for Management of genetic-selectional and economical tasks»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Айдарова Р. А. Род *Vicia* L. — Вика // Флора Киргизской ССР. Фрунзе, 1957. Т. 7. С. 430—444.

Айдарова Р. А. Род *Lactuca* L. — Латук // Флора Киргизской ССР. Фрунзе, 1965. Т. 11. С. 445—450.

Арбаева З. С. Род *Anaphalis* DC. — Анафалис // Флора Киргизской ССР. Фрунзе, 1965. Т. 11. С. 72—77.

Введенский А. И. Род Лук — *Allium* L. // Флора Таджикской ССР. М.; Л., 1963. Т. 2. С. 292—361.

Введенский А. И. Род *Gagea* Salisb. — Гусиный лук // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1971а. Т. 2. С. 27—39.

Введенский А. И. Род *Allium* L. — Лук // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1971б. Т. 2. С. 39—89.

Виноградова Р. М. Род *Astragalus* L. — Астрагал, Секция *Xiphidium* Bunge // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1981. Т. 6. С. 193—212.

Камелин Р. В. Род *Prenanthes* L. — Пренантес // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1993. Т. 10. С. 131—132.

Ковалевская С. С. Сем. *Rutaceae* — Рутовые // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1983. Т. 7. С. 39—47.

Ковалевская С. С. Род *Hedysarum* L. — Копеечник // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1981. Т. 6. С. 286—311.

Лазьков Г. А. Новые виды родов *Festuca* L. (*Poaceae*), *Phlomoides* Moench (*Lamiaceae*), *Primula* L. (*Primulaceae*) и *Acantholimon* (*Limoniaceae*) из Кыргызстана // Новости систематики высших растений. 2004. Т. 36. С. 28—39.

Махмедов А. М. Род *Rhaponthicum* Ludw. — Рапонтикум // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1993. Т. 10. С. 400— 402.

Никитина Е. В. Род *Haplophyllum* A. Juss. — Цельнолистник // Флора Киргизской ССР. Фрунзе, 1957. Т. 7. С. 500—503.

Пазий В. К. Род *Asparagus* L. — Спаржа // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1971. Т. 1. С. 113—118.

Пахомова М. В. Gymnospermae — Голосеменные // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1968. Т. 1. С. 19—34.

Пратов У. П. Сем. *Crassulaceae* — Толстянковые // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1974. Т. 4. С. 219—232.

Пратов У. П. Сем. *Chenopodiaceae* — Маревые // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1972. Т. 3. С. 29—137.

Пратов У. П. Род *Vicia* L. — Вика // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1981. Т. 6. С. 331—339.

Саркисова С. А. Род *Reseda* L. — Резеда // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1974. Т. 4. С. 217—218.

Саркисова С. А. Род *Astragalus* L. — Астрагал, Секция *Craccina* (Stev.) Bge. // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1981. Т. 6. С. 274—276.

Чернева О. В. Род *Cousinia* Cass. — Кузиния // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1993. Т. 10. С. 269—352.

Чернева О. В., Никитина Е. В. Род *Cousinia* Cass. — Кузиния // Флора Киргизской ССР. Фрунзе, 1965. Т. 11. С. 212—299.

Dasgupta S., Deb D. B. A new species of the genus *Gagea* Salisb. (*Liliaceae*) // Candollea. 1983. Vol. 38. N 2. P. 477—479.

SUMMARY

Data on the species from different families newly recorded in Kirghizia or in some of its regions are given.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.622(470)

© М. Н. Ломоносова,[1] Д. М. Юсупова,[2] Ж. А. Акопян[3]

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *SUAEDA* (*CHENOPODIACEAE*)

M. N. LOMONOSOVA, D. M. YUSUPOVA, J. A. AKOPIAN. CHROMOSOME NUMBERS OF THE *SUAEDA* (*CHENOPODIACEAE*) REPRESENTATIVES

[1] Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: lomonosova@csbg.nsc.ru
[2] Научно-производственный центр «Ботаника»
Узбекистан, 700143 Ташкент, ул. Ходжаева, 32
E-mail: yusupovadil@yandex.ru
[3] Институт ботаники НАН РА
Армения, 375063 Ереван, 1-я ул. Авана
E-mail: akopian_janna@inbox.ru
Поступила 18.09.2006

Приведены числа хромосом (2n) для 9 видов рода *Suaeda*.
Ключевые слова: *Suaeda*, *Chenopodiaceae*, числа хромосом.

Гербарные образцы изученных растений хранятся в Гербариях Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS) (Новосибирск), НПЦ «Ботаника» (TASH) (Ташкент) и в Институте ботаники НАН РА (ERE) (Ереван).

Suaeda acuminata (C. A. Mey.) Moq. s. l., **2n = 18.** Армения: Армавирская обл., Эчмиадзинский р-н, пос. Ерасхаун, 2005, Акопян.

S. altissima (L.) Pall. **2n = 18.** Казахстан: Восточно-Казахстанская обл., Тарбагатайский р-н, хр. Манырак, 2001, № 186, Ломоносова. Армения: Армавирская обл., Эчмиадзинский р-н, пос. Ерасхаун, 2005, Акопян; там же, Армавирская обл., г. Эчмиадзин, 2004, она же. Узбекистан: Жиззахская обл., Пахтакорский р-н, хозяйство «Навбахор», 2005, № 16, Юсупова.

S. arcuata Bunge, **2n = 18.** Узбекистан: Навоийская обл., Конемехский р-н, Юго-Западный Кызылкум, южная подгорная равнина Кульджук-Тау, 2005, № 2, Юсупова.

S. corniculata (C. A. Mey.) Bunge, **2n = 54.** Россия: Республика Тыва: Эрзинский р-н, оз. Тере-Холь, 2003, № 370, Ломоносова; там же, пойма, р. Тес-Хем, 2003, № 349, она же; Пий-Хемский р-н, между г. Туран и с. Аржаан, 2003, № 380, она же. Красноярский край, Усть-Абаканский р-н, в 20 км от дороги Абакан-Аскиз, 2004, № 613а, она же. Казахстан: Восточно-Казахстанская обл., пос. Кокпекты, 2001, № 203, Ломоносова; там же, в 10 км от пос. Кокпекты на г. Семипалатинск, 2001, № 204, она же; там же, Жарминский р-н, пос. Салкын-Тобе, 2001, № 205, она же.

S. crassifolia Pall., **2n = 18.** Узбекистан: Сырдарьинская обл., Мирзачульский р-н, г. Янгиер, Рыбхоз. 2005, № 1, 2, 3, 9, 14, Юсупова.

S. microsperma (C. A. Mey.) Fenzl s. l., **2n = 18.** Казахстан: Талды-Курганская обл., пос. Мотай, 2000, № 52а, Ломоносова. Узбекистан: Навоийская обл., Конемехский р-н, Юго-Западные Кызылкумы, южная подгорная равнина Кульджук-Тау, 2005, № 6, Юсупова.

S. pannonica Beck, **2n = 72.** Австрия: Illmitz, Neusiedler See, 2005, № 763, Н. Лащинский.

S. paradoxa Bunge, **2n = 18.** Узбекистан: Сырдарьинская обл., Мирзачульский р-н, г. Янгиер, Рыбхоз. 2005, № 4, Юсупова. Число хромосом для данного вида указывается впервые.

S. prostrata Pall., **2n = 18.** Россия: Красноярский край, Ширинский р-н, оз. Беле, 2004, № 587, 592, Ломоносова.

S. salsa (L.) Pall., **2n = 36.** Россия: Курганская обл., Петуховский р-н, оз. Медвежье, 2005, № 753, Ломоносова. Армения: Армавирская обл., г. Эчмиадзин, 2005, Акопян.

Благодарности

Авторы выражают благодарность Н. Н. Лащинскому (Центральный сибирский ботанический сад), за предоставленные гербарные образцы *Suaeda pannonica*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48778-а).

SUMMARY

Chromosome numbers (2n) of 10 species from the genus *Suaeda* from Russia, Armenia, Uzbekistan and Austria are given.

УДК 576.312.35(582.757.2)

Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 7

© Е. О. Пунина, Д. В. Гельтман

КАРИОЛОГИЯ ВИДОВ ПОДРОДА *ESULA* РОДА *EUPHORBIA* (*EUPHORBIACEAE*)

E. O. PUNINA, D. V. GELTMAN. KARYOLOGY OF THE *EUPHORBIA* SUBGENUS *ESULA* (*EUPHORBIACEAE*) SPECIES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс 234-45-12
E-mail: elizaveta_punina@mail.ru; geltman@binran.ru
Поступила 29.12.2006

Исследованы хромосомные числа (ХЧ) 10 видов рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*), относящихся к подроду *Esula* Pers., на материале из России и Грузии. Для 4 видов (*E. eugeniae* Prokh. — 2n = 14, *E. squamosa* Willd. — 2n = 10, *E. condylocarpa* Bieb. — 2n = 16 и *E. uralensis* Fisch. ex Link — 2n = 60) ХЧ определены впервые. 2n = 10 у *E. squamosa* следует считать минимальным ХЧ в роде. Для видов *E. iberica* Boiss. — 2n = 56, *E. myrsinites* L. — 2n = 20, *E. stricta* L. — 2n = 14 и *E. seguierana* Neck. — 2n = 18, подтверждены данные о ХЧ, известные хотя бы по отдельным определениям. Для *E. pilosas* L. установлено 2n = 20; ранее другими авторами для этого вида неоднократно было показано

2n = 18. Для *E. virgata* Waldst. et Kit. установлено 2n = 48; ранее другими авторами было определено 2n = 20, 30, 36—40 и 60. Приводятся изображения метафазных пластинок хромосом исследованных видов.

Ключевые слова: хромосомные числа, кариотип, *Euphorbia*.

Хромосомные числа и кариотипы видов обширного рода *Euphorbia* (L.) (*Euphorbiaceae*) исследованы еще очень фрагментарно. С территории России и сопредельных государств пока известны лишь единичные определения хромосомных чисел, выполненные, как правило, в ходе кариологического изучения флоры тех или иных регионов. Специальные кариологические исследования рода на территории Росси не проводились.

Цель данной работы — определение хромосомных чисел и исследование кариотипов ряда видов рода *Euphorbia* (L.) (*Euphorbiaceae*), произрастающих главным образом в России.

Материал собирался авторами в полевых условиях[1] с 2000 по 2006 г. Для приготовления хромосомных препаратов использовали корневую меристему проростков семян и молодых корней взрослых растений. Семена проращивали в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге при 25° С. Взрослые растения, собранные в природе, выращивали в керамических неглазурованных горшках в «холодной» оранжерее. Кончики молодых корней во всех случаях предобрабатывали оксихинолином при комнатной температуре в течение 5 ч, затем фиксировали в ацетоалкоголе (3 : 1) в течение суток. Материал окрашивали по Фельгену с предварительным гидролизом в 6N HCl (30 мин) или ацетокармином. Из меристематической зоны корешков приготовляли временные давленые препараты, которые тут же просматривали под микроскопом. Изображения метафазных пластинок при помощи телевизионной камеры вводили в компьютер, оснащенный специальной программой «ВидеоТест-Карио 3.1.» (Пунина и др., 1999). Литературные сведения о хромосомных числах были проверены по справочным сводкам (Болховских и др., 1969; Агапова и др., 1990 и базе данных IPCN (http://mobot.mobot.org/W3T/Search/ipcn.html).

Гербарные образцы исследованных видов хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Euphorbia condylocarpa Bieb. Живые растения собраны на хр. Маркотх в окр. г. Геленджика Краснодарского края, 44°36′ с. ш. и 48°03′ в. д., высота около 320 м над ур. м., 30 IV 2006. (ЕП). **2n = 16.** Хромосомы метацентрические, от 3.0 до 1.2 мкм. Число и морфология хромосом описаны впервые (см. таблицу-вклейку, *е*).

E. eugeniae Prokh. Семена собраны в Краснодарском крае близ г. Сочи, пойма р. Бекишей (Аше), в 6 км выше устья, у аула Калин 09 IX 2000. (Н. Н. Портениер). **2n = 14.** Хромосомы метацентрические, от 1.8 до 0.8 мкм, одна пара хромосом несет вторичную перетяжку в районе центромеры. Число и морфология хромосом описаны впервые (см. таблицу-вклейку, *к*).

E. iberica Boiss. Живые растения собраны в Ставропольском крае на лесных полянах по северному склону горы Машук вблизи Пятигорской эколого-ботанической станции Ботанического института РАН 08 IX 2005 (ДГ). **2n = 56.** Хромосомы мета- и субметацентрические, от 1.5 до 0.8 мкм (см. таблицу-вклейку, *г*). Подтверждено установленное ранее число хромосом для этого вида (Perry, 1943).

---

[1] Далее указаны коллекторы: ДГ (Д. В. Гельтман) и ЕП (Е. О. Пунина), если коллектор иной, фамилия указана полностью. Видовую принадлежность образцов определил Д. В. Гельтман.

E. myrsinites L. Семена собраны в Грузии в окр. с. Цагвери близ Боржоми 05 VI 2006 (ДГ). **2n = 20.** Хромосомы мета- и субметацентрические, от 5.0 до 3.5 мкм (см. таблицу-вклейку, *а*). Потверждено установленное ранее число хромосом для этого вида (Perry, 1943; Strid, Franzen, 1981; Strid, Andersson, 1985).

E. pilosa L. (=*E. lutescens* Ledeb.). Живые растения собраны в республике Горный Алтай вблизи пос. Черга Шебалинского р-на (51°36′ N, 85°36′ E, высота около 1000 м над ур. м.) 11 VIII 2006 (ЕП). **2n = 20.** Хромосомы мета-субметацентрические, от 5.0 до 2.0 мкм (см. таблицу-вклейку, *в*). Для данного вида ранее неоднократно было показано 2n = 18 (Малахова, 1971; Красноборов, 1976; Ростовцева, 1977; Степанов, 1994).

E. seguierana Neck. Семена были собраны в Самарской обл. в Жигулевском заповеднике на склонах Малой Бахиловой горы 13 VII 01 (ДГ). **2n = 18.** Хромосомы метацентрические, от 2.5 до 1.3 мкм, одна пара хромосом спутничная (см. таблицу-вклейку, *и*). Ранее для этого вида были установлены числа 2n = 16 (Seidenbinder, Verlaque., 1985), 2n = 18 (Franzen, Gustavsson, 1983), 2n = 40 (Соколовская, Пробатова, 1980).

E. squamosa Willd. Живые растения собраны в Ставропольском крае в лесу на северном склоне горы Машук вблизи Пятигорской эколого-ботанической станции Ботанического института РАН 08 IX 2005 (ДГ) и там же 03 V 2006 (ЕП). В обоих случаях установлено **2n = 10.** Хромосомы метацентрические и субметацентрические, от 8.0 до 3.0 мкм (см. таблицу-вклейку, *ж*). Число и морфология хромосом описаны впервые. По-видимому, это впервые установленное минимальное число хромосом для рода *Euphorbia*; ранее минимальным числом рода считалось 2n = 12.

E. stricta L. Семена были собраны в Краснодарском крае в окр. пос. Мирный на дороге Горячий Ключ—Джубга (ДГ). **2n = 14.** Хромосомы мета- и субметацентрические, 2.0—1.3 мкм. Одна пара хромосом несет вторичную перетяжку в районе центромеры (см. таблицу-вклейку, *д*). Ранее для этого вида было показано 2n = 28 (Perry, 1943), 2n = 20 (Schimoyama, 1959) и 2n = 14 (Vicens et al., 1991).

E. uralensis Fisch. ex Link. Семена были собраны между поселками Быково и Александровка Быковского р-на Волгоградской обл. 02 VI 2002 (ЕП). **2n = 60.** 27 пар хромосом метацентрические и 3 пары — субметацентрические, только одна пара хромосом имеет спутники. Размеры хромосом от 3.0 до 1.3 мкм (см. таблицу-вклейку, *з*). Число и морфология хромосом описаны впервые.

E. virgata Waldst. et Kit. Живые растения были собраны в окр. С.-Петербурга в пос. Песочный, вдоль шоссейной дороги, 25 VI 2006 (ДГ). **2n = 48.** Хромосомы в основном метацентрические, от 2.0 до 0.8 мкм (см. таблицу-вклейку, *б*). Ранее для этого вида были показаны иные числа хромосом: 2n = 20 (Baksay, 1958; Dobeš, Vitek, 2000), 2n = 20, 36—40 (Schulz-Schaeffer, Gerhardt, 1989). К этому же виду относятся указания 2n = 60 для *E. virgultosa* Klok. (Дзмітрыева, Парфенаў, 1983) и 2n = 30 для *E. boissieriana* (Woron.) Prokh. (Магулаев, 1979).

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 02-04-63118, 04-04-48758, 06-04-48399 и 06-04-63144) и Подпрограммы президиума РАН «Динамика генофондов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Т. 1. Л., 1990. 507 с.

Болховских З. В., Гриф В. Г., Захарьева О. И., Матвеева Т. С. Хромосомные числа цветковых растений. Л., 1969. 926 с.

Дзмітрыева С. А., Парфенаў В. И. Хромосомныя лікі некаторых відаў флоры Беларусі // Весці АН БССР. Сер. біял. наук. 1983. Т. 2. С. 7—12.

Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, 1976. 378 с.

Магулаев А. Ю Хромосомные числа цветковых растений Северного Кавказа // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ростов-на-Дону, 1979. Вып. 3. С. 101—106.

Малахова Л. А. Числа хромосом высокогорных растений Западного Саяна // Биол. науки. 1971. № 1(85). С. 97—104.

Пунина Е. О., Муравенко Л. В., Беляев А. А. Разработка и применение компьютерных программ хромосомного анализа. Тез. IV Совещание по кариологии и кариосистематике растений. С.-Петербург, 25—27 мая 1999 г. // Цитология. 1999. Т. 41. № 12. С. 1077—1078.

Ростовцева Т. С. Числа хромосом некоторых видов растений юга Сибири // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 7. С. 1034—1042.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Числа хромосом некоторых растений с песков Сарыкум (Дагестанская АССР) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 8. С. 1169—1172.

Степанов Н. В. Хромосомные числа некоторых неморальных видов Западных Саян (Красноярский край) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 3. С. 125—128.

Baksay L. The chromosome numbers of Ponto-Mediterranean plants species // Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hungarici, 1958. Vol. 50 (Ser. nova, 9). P. 121—125.

Dobeš C., Vitek E. Documented chromosome number checklist of Austrian vascular plants. Wien, 2000. 642 p.

Franzen R., Gustavsson L. A. Chromosome numbers in flowering plants from the high mountains of Sterea Ellas, Greece // Willdenowia, 1983. Vol. 13. P. 101—106.

Perry B. A. Chromosome number and phylogenetic relationships in the *Euphorbiaceae* // Amer. Jour. Bot. 1943. Vol. 30. N 7. P. 527—543.

Schimoyama S. Cytological studies in the genus *Euphorbia* // III Ann. Rept. Natl. Inst. Genet. (Japan). 1959. Vol. 9. P. 51—53.

Schulz-Schaeffer J., Gerhardt S. Cytotaxonomic analysis of the *Euphorbia* spp. («leafy spurge») complex. II. Comparative study of the chromosome morphology // Biol. Zentralblatt, 1989. Vol. 108. P. 69—76.

Seidenbinder M., Verlaque R. Chromosome Number Reports LXXXVI // Taxon. 1985. Vol. 34. P. 159—164.

Strid A., Franzen R. Chromosome numbers reports LXXIII // Taxon. 1981. Vol. 30. P. 829—842.

Strid A., Andersson I. A. Chromosome numbers of Greek mountain plants. An annotated list of 115 species // Bot. Jahrbücher Syst., Pflanzengesch. und Pflanzengeor. 1985. Vol. 107. P. 203—228.

Vicens J., Molero J., Blanché C. Mediterranean chromosome number reports 1 (38—44) // Flora Mediterranea, 1991. Vol. 1. P. 241—243.

SUMMARY

Chromosome numbers of 10 species of *Euphorbia* L. subgen. *Esula* Pers. (*Euphorbiaceae*) from Russia and Georgia have been studied. For 4 species (*E. eugeniae* Prokh. — 2n = 14, *E. squamosa* Willd. — 2n = 10, *E. condylocarpa* Bieb. — 2n = 16 and *E. uralensis* Fisch. ex Link — 2n = 60) chromosome numbers were discovered for the first time. For several species (*E. iberica* Boiss. 2n = 56, *E. myrsinites* L. — 2n = 20, *E. stricta* L. — 2n = 14 and *E. seguierana* Neck — 2n = 18) known chromosome numbers were confirmed at least partly. For *E. pilosa* L. (2n = 20) other authors recorded 2n = 18. For *E. virgata* Waldst. et Kit. (2n = 48) other authors discovered 20, 30, 36—40 and 60. Imaged of metaphase plates are given.

УДК 502.75 : 576.316.7 (571.6) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 7

© А. В. Шатохина

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ ДЛЯ АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

A. V. SHATOKHINA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME VASCULAR PLANT SPECIES RARE TO THE AMUR REGION

Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН
675000 Благовещенск, пер. Рёлочный, 18
Факс (4162) 52-32-53
E-mail: shatohin78@mail.ru

Поступила 23.10.2006

Приведены числа хромосом (2n) для 12 редких видов сосудистых растений Амурской обл. из 11 родов, относящихся к семействам *Asteraceae*, *Dioscoreaceae*, *Fabaceae*, *Iridaceae*, *Liliaceae*, *Orchidaceae*, *Poaceae*, *Ranunculaceae*, *Saxifragaceae*. Впервые установлены числа хромосом для эндемичных видов бассейна р. Бурея — *Taraxacum lineare* Worosch. et Schaga (2n = 24) и *Saxifraga korshinskii* Kom. (2n = 20), а также эндемика бассейна р. Селемджа — *Saxifraga selemdzhensis* Gorovoi et Worosch. (2n = 26).

Ключевые слова: числа хромосом, сосудистые растения, редкие виды, Амурская обл., бассейн Амура.

Ниже приводятся наши новые результаты кариологического изучения видов сосудистой флоры бассейна Верхнего и Среднего Амура (в пределах Амурской обл.).

Asteraceae

Taraxacum lineare Worosch. et Schaga, **2n = 24.** Амурская обл. (далее АО), Бурейский р-н, окр. пос. Талакан, правый берег р. Бурея в 1.5 км ниже плотины, открытые валуны, местами покрытые мхом, 7 VII 2005, № 68, Г. Дарман.

Узколокальный эндемик р. Бурея (юго-восток Амурская обл. и запад Хабаровского края). Скальный вид. Близок к восточноевропейско-североамериканскому аркто-гольцовому (и тоже скальному) виду *T. macilentum* Dahlst., для которого известны числа хромосом 2n = 16, 24, 32 (Цвелёв, Жукова, 1986; Probatova et al., 2004). *T. lineare* исследован в кариологическом отношении впервые. Наше определение хромосом у *T. lineare* подтверждает широкое распространение в роде видов-триплоидов (с 2n = 24), так как в роде *Taraxacum* Wigg. большинство определений приходится на триплоидное число хромосом 2n = 24 (Хромосомные..., 1969 и др.).

Dioscoreaceae

Dioscorea nipponica Makino, **2n = 20.** АО, Благовещенский р-н, урочище Мухинка, 16 VII 2005, № 70, А. Шатохина.

В бассейне Амура вид исследован впервые и находится здесь у северного предела своего распространения. Ранее число хромосом у *D. nipponica* неоднократно определяли в Приморском крае (Рудыка, 1995; Шаталова, 2000 и др.): 2n = 20. Однако из района г. Владивостока также было приведено хромосомное число 2n = 56 (Стародубцев, 1985), но последнее нуждается в подтверждениях. В роде *Dioscorea* L. чаще приводится тетраплоидная раса с 2n = 40 (Хромосомные..., 1969).

Fabaceae

Astragalus chinensis L. fil., **2n = 16.** АО, Тамбовский р-н, окр. с. Николаевка, обочина дороги, 7 VI 2006, № 99, А. Шатохина, Г. Дарман.

На Российском Дальнем Востоке (РДВ) *A. chinensis* исследован в кариологическом отношении впервые. В литературе существовали два указания числа хромосом у *A. chinensis*: 2n = 16 (Хромосомные..., 1969).

Iridaceae

Iris humilis Georgi, **2n = 24.** АО, Благовещенский р-н, урочище Мухинка, территория Амурского филиала Ботанического сада-института ДВО РАН, 2 VI 2006, № 87, А. Шатохина.

Определения числа хромосом имеются из Приморского края, Октябрьский р-н: 2n = 24 (Соколовская, Пробатова, 1986); однако для этого вида приводили и 2n = 27, 28 (Агапова и др., 1990; Стародубцев, Миронова, 1990). Для бассейна Амура — это первое определение хромосом у вида.

Liliaceae

Lilium pumilum Delile, **2n = 24.** АО, Благовещенский р-н, окр. пос. Моховая Падь, турбаза «Снежинка», сухой склон, с разреженным растительным покровом, 4 IX 2005, № 74, А. Шатохина.

Ранее был исследован в Приморском крае: 2n = 24 (Соколовская, Пробатова, 1985), а также в Прибайкалье (Агапова и др., 1990). Зарубежные авторы приводят также 2n = 24, имеются лишь отдельные указания — 2n = 24 + 1 – 2B (Хромосомные..., 1969). В бассейне Амура вид исследован впервые.

Orchidaceae

Cypripedium macranthon Sw., **2n = 20.** АО, Тамбовский р-н, Муравьевский природный парк, около 2 км от кордона, осоково-разнотравное болото, 7 VI 2006, № 86, А. Шатохина, Г. Дарман.

Ранее был исследован в Приморском крае, а также на Северных Курилах, о-в Шумшу: 2n = 20 (Пробатова, Соколовская, 1984; Probatova et al., 2000). В бассейне р. Амур этот вид исследован впервые.

Dactylorhiza salina (Turcz. ex Lindl.) Soó, **2n = 40.** АО, Тамбовский р-н, Муравьевский природный парк в 1.5 км от кордона, осоковое болото, 7 VI 2006, № 85, А. Шатохина, Г. Дарман.

Очень редкое растение на РДВ, достоверно известен в Зее-Буреинском флористическом районе. Интересно отметить, что впервые *D. salina* была собрана И. Ф. Крюковым немногим более 100 лет назад (в 1902 г.) в пойме р. Альдикон (приток р. Селемджи), однако в настоящее время сведения о наличии вида на этой территории отсутствуют. Недавняя находка *D. salina* на территории Муравьевского природного парка (Старченко, Дарман, 2005a) подтверждает наличие вида в Амурской обл. (и в целом на РДВ: Нижне-Зейский флористический район). В литературе имеется указание числа хромосом для *D. salina* из Сибири (Тува, пос. Нарын), 2n = 40 (Иванова, 1987). На РДВ вид исследован в кариологическом отношении впервые.

Poaceae

Neomolinia mandshurica (Maxim.) Honda, **2n = 38.** АО, Бурейский р-н, окр. пос. Куликовка, правый берег р. Бурея, широколиственный лес, 27 VIII 2005, № 77, А. Шатохина.

На РДВ распространен в основном на территории Приморского и Хабаровского краев, а в Амурской области граница ареала проходит в районе Хинганского заповедника, долина р. Буреи. *N. mandshurica* был исследован в Приморском крае (2n = 38: Соколовская, Пробатова, 1977). Вид нами исследован близ западной границы ареала рода на РДВ.

Ranunculaceae

Anemone sylvestris L., **2n = 16.** АО, Тамбовский р-н, Муравьевский природный парк в 2 км от кордона, разреженные заросли кустарников, 8 VI 2006, № 92, А. Шатохина, Г. Дарман.

Ранее указывался на РДВ только для Нижне-Зейского флористического района, однако недавняя находка достоверно подтверждает наличие *A. sylvestris* также на территории Даурского флористического района (Старченко, Дарман, 2005б). Впервые в дальневосточной части ареала этого вида хромосомное число было определено В. Н. Стародубцевым (1983) из Амурская обл.: Благовещенский р-н, терраса р. Зеи; Архаринский р-н, близ пос. Кундур. Полученное нами число хромосом также совпадает с определениями, выполненными на материале из европейских и сибирских популяций: 2n = 16 (Хромосомные..., 1969; Стародубцев, 1983; Агапова и др., 1993).

Arsenjevia glabrata (Maxim.) Starodub. (*Anemone glabrata* Maxim.), **2n = 14.** АО, Бурейский р-н, окр. д. Бахирево, сухая релка вдоль озера в пойме р. Дим, 30 V 2006, № 83, Г. Дарман, И. Козырь.

На РДВ был исследован в Приморском крае, откуда для вида приводили числа хромосом 2n = 14 (Стародубцев, 1983), 16, 16 + 2 – 3B (Пробатова, Соколовская, 1983). Ранее для вида было указано число 2n = 20 (Соколовская, 1966), которое, по сообщению Н. С. Пробатовой, в дальнейшем ею было исправлено, а в действительности, скорее всего, представляло собой 2n = 21, что для видов этого рода вполне характерно наряду с 2n = 14 (Стародубцев, 1983). Вид исследован у западной границы его ареала на РДВ.

Saxifragaceae

Saxifraga korshinskii Kom. **2n = 20.** АО, Бурейский р-н, левый берег р. Буреи, в 2 км выше пос.. Новобурейск, замшелые скалы, 27 VI 2006, № 98, Г. Дарман.

Эндемик бассейна р. Буреи (притока Амура), редкий скальный вид. В кариологическом отношении вид исследован впервые. Полученное для *S. korshinskii* число хромосом 2n = 20 — относительно редкое для рода *Saxifraga* L., очень богато и разнообразно представленного на РДВ (68 видов), но еще слабо изученного в кариологическом отношении. Для видов этого сложного рода более характерны высокополиплоидные наборы хромосом, причем при разнообразных основных числах: x = 7, 8, 9, 10, 11, 13 (Majovsky et al., 1987) и в пределах вида числа хромосом иногда нестабильны (см. Хромосомные..., 1969). Из дальневосточных камнеломок 2n = 20 было известно еще у 2 видов, распространенных в северной континентальной части РДВ: *S. tenuis* (Wahlenb.) H. Smith и *S. redofskyi* Adam. (Агапова и др., 1993).

S. selemdzhensis Gorovoi et Worosch. **2n = 26.** АО, Селемджинский р-н, Норский заповедник, левый берег р. Норы в 2 км от устья протоки Сорокаверстной, замшелый каменистый склон Мальцевоской сопки, 18 VII 2006, 101, Т. Близнюк.

Эндемик бассейна р. Селемджа (приток р. Зеи, бассейн Верхнего Амура). Редкий скальный вид. Число хромосом у вида нами определено впервые. Для рода *Saxifraga* L. чаще всего приводится число 2n = 26 (Хромосомные..., 1969). Из дальневосточных камнеломок такое число ранее было известно у таких видов, как *S. merkii* Fisch. ex Sternb. (Жукова, 1967), *S. bracteata* D. Don (Жукова, Тихонова, 1973), *S. cernua* L. и *S. hyperborea* R. Br. (Жукова, Петровский, 1987).

Гербарные образцы исследованных растений, хранятся в Гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте ДВО РАН, г. Владивосток.

Благодарности

Автор искренне благодарен Н. С. Пробатовой за консультацию в написании сообщения, а также Г. Ф. Дарман за предоставленные для исследования живые образцы редких видов.

Работа выполнена при поддержке гранта ДВО РАН (№ 06-III-B-06-199) и частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00610).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Aceraceae — Menyanthaceae*. Л., 1990. 509 с.

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Aceraceae — Menyanthaceae*. Л., 1993. 430 с.

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Moraceae — Zygophyllaceae*. СПб., 1993. 430 с.

Жукова П. Г. Числа хромосом у некоторых видов растений Крайнего Северо-Востока СССР. II // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 7. С. 983—987.

Жукова П. Г., Петровский В. В. Кариотаксономическое изучение некоторых видов рода *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) из Северной Азии // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 632—640.

Жукова П. Г., Тихонова А. Д. Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. II // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 3. С. 395—402.

Иванова Е. В. Семейство *Orchidaceae* — Ятрышниковые, или Орхидные // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. Т. 4. С. 132.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Новые числа хромосом сосудистых растений с острова залива Петра Великого (Приморский край) // Бот. журн. 1983. Т. 68. №12. С. 1655—1662.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом видов семейств *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Orchidaceae*, *Ranunculaceae*, *Vitaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1566—1568.

Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений юга Российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 87—90.

Соколовская А. П. Географическое распространение полиплоидных видов растений (исследование флоры Приморского края) // Вестн. Ленингр. ун-та. 1966. № 3. Сер. биол. Вып. 1. С. 92—106.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Кариологическое исследование злаков (*Poaceae*) южной части советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 8. С. 1143—1153.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Числа хромосом сосудистых растений из Приморского края, Камчатской области, Приамурья и Сахалина // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 7. С. 997—999.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asteraceae*, *Iridaceae*, *Poaceae*, *Primulaceae*, *Violaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1423—1425.

Стародубцев В. Н. Цитотаксономическое исследование дальневосточных видов рода *Anemone* (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1013—1021.

Стародубцев В. Н. Числа хромосом представителей некоторых семейств Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 2. С. 275—277.

Стародубцев В. Н., Миронова Л. Н. Числа хромосом видов рода *Iris* (*Iridaceae*) флоры Приморского края // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 1. С. 123.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф. Флористические находки в Амурской области // Бот. журн. 2005а. Т. 90. № 3. С. 444—449.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф. Флористические находки в бассейне реки Амур // Бот. журн. 2005б. Т. 90. № 12. С. 1908—1914.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Цвелёв Н. Н., Жукова П. Г. Кариосистематическое исследование *Taraxacum* (*Asteraceae*) Северо-Восточной Азии // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1621—1628.

Шаталова С. А. Числа хромосом сосудистых растений Приморского края // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 152—156.

Majovsky J., Murin A., Ferakova V. et al. Karyotaxonomicky prehl'ad flory Slovenska. Bratislava: Veda, 1987. 436 p.

Probatova N. S., Barkalov V. Yu., Rudyka E. G. Chromosome numbers of selected vascular plant species from Sakhalin, Moneron and the Kurile Islands // Biodiversity and Biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin / Ed. by H. Takahashi, M. Ohara. Hokkaido University Museum, Japan. 2004. Vol. 1. P. 15—23.

Probatova N. S., Barkalov V. Yu., Rudyka E. G., Shatalova S. A. Chromosome study on vascular plants of the Kurile islands // Nat. Hist. Res., Special Issue N 7. P. 21—38. March 2000. [Chiba, Japan].

SUMMARY

The chromosome numbers of 12 vascular plant species from the Amur Region (upper part of the Amur River basin) are presented. For *Taraxacum lineare* Worosch. et Schaga, *Saxifraga korshinskii* Kom., *S. selemdzhensis* Gorovoi et Worosch., the chromosome numbers are reported for the first time. Among the species studied, there are some endemics and rare species of the Russian Far East indigenous flora. Some species were studied at the limits of their distribution range in the Amur Region.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(47 + 57) : 58

© Е. Г. Бирюкова

ОЛЬГА НИКОЛАЕВНА КОМИРНАЯ (к 100-летию со дня рождения)[1]

E. G. BIRIUKOVA. OLGA NIKOLAEVNA KOMIRNAYA (ON THE OCCASION OF HER 100TH BIRTHDAY)

Самарский государственный педагогический университет

Поступила 15.02.2007

22 февраля 2007 г. исполнилось 100 лет со дня рождения Ольги Николаевны Комирной, известного миколога, доцента кафедры морфологии и систематики растений Саратовского государственного университета (СГУ), проработавшей на биологическом факультете около 40 лет. На II (X) Делегатском съезде Русского бота-

---

[1] С прискорбием сообщаем, что О. Н. Комирная скончалась 06.06.2007 г.

нического общества, состоявшемся 26—30 мая 1998 г. в С.-Петербурге, она была избрана Почетным членом РБО.

О. Н. — высококвалифицированный ученый, научный консультант по болезням грибов и шляпочным грибам, прекрасный педагог, удивительно трудолюбивый, оптимистически настроенный, умеющий ценить каждый прожитый день, необыкновенно обаятельный и доброжелательный человек.

Родилась Ольга Николаевна 22 февраля (9 февраля по старому стилю) 1907 г. в украинском селе Старый Мерчик под Харьковом в семье рабочих. После семилетки с 1922 по 1926 г. училась в агрономической профессиональной школе, затем сразу же поступила на агробиологический факультет педпрофобразования (ныне Харьковский государственный университет).

Научные исследования по фитопатологии, начатые еще в студенческие годы, О. Н. продолжила в аспирантуре. Кандидатская диссертация была посвящена ржавчинным грибам. В ней изложены итоги изучения биологии *Puccinia malvacearum* (ржавчины мальвы). Окончив аспирантуру, в1934 г. О. Н. стала работать научным сотрудником НИИ ботаники Харьковского университета. После защиты в 1936 г. кандидатской диссертации О. Н. была переведена на должность старшего научного сотрудника.

В 1939 г. она вслед за мужем, инженером Н. Я. Мирошниченко, переезжает в г. Саратов. В самом начале войны к ним в Саратов эвакуировалась жена ее родного брата с тремя детьми, у О. Н. родилась дочь и рос старший сын. Пришлось превратиться в домохозяйку и воспитывать пятерых детей.

В 1946 г. О. Н. стала работать сначала ассистентом, а затем доцентом кафедры морфологии и систематики растений Саратовского госуниверситета им. Н. Г. Чернышевского. Заведовал тогда кафедрой профессор Александр Дмитриевич Фурсаев — крупнейший геоботаник, замечательный педагог и прекрасный человек. В университете О. Н. разработала курс лекций по низшим растениям, вела лабораторные занятия со студентами биологического отделения биолого-почвенного факультета, спецпрактикум по флоре и учебно-полевую летнюю практику по ботанике. Преподавателем она была очень требовательным и справедливым. Ее всегда любили студенты, с большим интересом слушали лекции по низшим растениям. Они никогда не видели О. Н. сердитой или раздраженной, повышающей голос на студента или сотрудника. Высокая, красивая и энергичная женщина в любую минуту, даже в перерывах между занятиями, была всегда занята делом и очень многое успевала.

Большое внимание уделяла О. Н. руководству дипломными работами студентов. Ежегодно, в летний период, она выезжала в различные районы Саратовской и других областей к студентам, проходившим производственную практику. Она оказывала неоценимую помощь в сборе полевых материалов своим дипломникам. Так, в 1953—1954 гг. практика проводилась на Валуйской опытно-мелиоративной станции в Старо-Полтавском р-не Сталинградской обл. Изучалась микофлора на территории Петровского лимана, в долинах рек Еруслана и Соленой Кубы, а также проводились сравнительные исследования грибных болезней культурных растений в условиях орошения и без полива.

О. Н. участвовала во многих экспедициях кафедры по изучению растительного покрова Юго-Востока европейской части СССР, проводила научные исследования по грибам. В зимний период, имея огромный объем учебной нагрузки, она постоянно проводила обработку собранных материалов. В ее знаниях, научной консультации и всяческой помощи нуждались многие люди, так как О. Н. являлась единственным микологом не только в университете, но и в Саратовской обл.

Учебную, учебно-методическую и научную деятельность она совмещала с общественной работой, некоторое время была деканом факультета, а также секретарем партбюро. Ею написаны и неоднократно переиздавались учебные пособия по низшим растениям для лабораторных занятий студентов-биологов университетов (1960, 1975 и др.) и прекрасный учебник «Низшие растения» (Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 1967, 206 с.). До сих пор эти книги помогают студентам педагогических и сельскохозяйственных госуниверситетов в успешном усвоении учебных дисциплин.

Приходится просто поражаться, как удавалось О. Н. находить время на все виды многогранной работы. Ведь на ее плечи возлагались заботы о семье, масса домашних хлопот, и, наконец, с годами и возраст давал о себе знать. Но ей помогали необычайная трудоспособность, профессионализм, огромный исследовательский талант, организованность и умение переключаться с одного вида деятельности на другой.

О. Н. долго собиралась уйти на заслуженный отдых, но кафедра ее не отпускала. В общей сложности она трудилась до 80-летнего возраста. Правда, в 1975 г. в 68 лет она не стала участвовать в конкурсе переизбраний на новый 5-летний срок и официально прекратила работать. Однако в силу своего характера и преданности делу не смогла отказать заведующей кафедрой, профессору А. А. Чигуряевой, и стала вести полевую практику по ботанике; очень много сил и времени отдавала также научной обработке гербария.

Работая ежегодно по 2 месяца в году, О. Н. в буквальном смысле слова была «завалена» работой с утра до вечера. Будучи человеком очень добросовестным и скрупулезным, она себя не жалела.

О. Н. Комирная с трудом отвыкала от педагогической деятельности, всегда была в курсе всех дел, на кафедре посещала заседания Ботанического общества, согласилась принять участие в подготовке «Красной книги Саратовской области» (1996) как автор раздела «Грибы».

О. Н. пришлось пережить и тяжелые времена, и личные беды и невзгоды. В 1971 г. не стало мужа, а 9 лет назад и сына (преподавателя Харьковского авиационного института). В настоящее время Ольга Николаевна живет с семьей дочери — Г. Н. Мирошниченко, почетного ветерана Саратовского авиазавода. О. Н. до сих пор старается помогать своей дочери, воспитывает правнучку, радуется ее успехам в учебе и увлечениях пением, шахматами, спортом.

К сожалению, О. Н. уже давно не выходит из квартиры, передвигается с помощью костыля и палки (последствия полиартрита), но не сдается, не падает духом. Она сохраняет живой интерес ко всему, что происходит в стране и в мире, следит за событиями по газетам и телевизору, проявляет постоянную заботу и беспокойство за своих родных и близких людей. До сих пор О. Н. продолжает переписываться с некоторыми из своих учеников, никогда не позволяет себе унывать и жаловаться на жизнь, так как «жизнь ведь все-таки такая прекрасная и интересная». Приходится только восхищаться ее высказываниями: «Чувствую себя нормально в соответствии с возрастом и погодой», «все побаливает, но я не обращаю внимания», «живу и мыслю хуже, чем было, но лучше, чем будет», «руки-то и голова еще в порядке». Действительно, О. Н. обладает прекрасной памятью, сохраняет неиссякаемую энергию и душевную теплоту. Она очень умный и мудрый человек.

Ольга Николаевна Комирная — человек очень благодарный. Она непременно благодарит за поздравления и, в свою очередь, шлет добрые пожелания. И еще хочется отметить такие черты ее удивительного характера, как прямоту, честность и искренность. Смеясь, она говорит так: «Я стала известна знающим и незнающим меня людям тем, что долго живу, но, несмотря на болячки, жить все равно хочется».

От души пожелаем Ольге Николаевне доброго здоровья, благополучия, радости и счастья!

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ О. Н. КОМИРНОЙ

1952. История развития *Cercospora depressa* (Berk. et Br.) Vassil. на фенхеле // Уч. зап. СГУ. Т. 35. Вып. ботанический. С. 129—139.

Микофлора и грибные заболевания растений государственной лесной полосы Саратов—Камышин // Уч. зап. СГУ. Т. 29. Вып. биолого-почвенный. С. 353—376.

1953. Лесные грибы лесопосадок полупустынного Заволжья и вопросы образования микоризы // Бот. журн. Т. 38. № 3. С. 426—428. (Совместно с А. Д. Фурсаевым).

1959. Головнёвые грибы Юго-Востока // Уч. зап. СГУ. Т. 64. Вып. биолого-почвенный, посвящ. 50-летию ун-та (1909—1959). 1959. С. 105—107.

1960. Низшие растения. Пособие для лабораторных занятий студентов-биологов университетов. Саратов: Изд-во СГУ. 79 с.

1967. Низшие растения. Саратов: Изд-во СГУ. 206 с.

1970. Грибы лесных фитоценозов северной части Саратовского Заволжья // Почвы и растительность Юго-Востока / Сб. статей под ред. А. А. Чигуряевой и М. П. Гнутенко. Саратов: Изд-во СГУ. С. 30—38.

1975. Низшие растения. Пособие для лабораторных занятий. Саратов: Изд-во СГУ. 62 с.

1996. Грибы / Красная Книга Саратовской области: Растения, грибы, лишайники. Саратов.

УДК 92(47 + 57) : 58 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 7

© **Т. К. Юрковская, Т. Г. Полозова, Н. М. Калибернова**

ИРИНА НИКОЛАЕВНА САФРОНОВА
(к 70-летию со дня рождения)

T. K. YURKOVSKAYA, T. G. POLOZOVA, N. M. KALIBERNOVA.
IRINA NIKOLAEVNA SAFRONOVA
(ON THE OCCASION OF HER 70TH BIRTHDAY)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 14.02.2007

В 2007 г. ботаники отмечают юбилей известного ботанико-географа доктора биологических наук Ирины Николаевны Сафроновой и 45-летие ее работы в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург).

Ирина Николаевна родилась 11 июня 1937 г. в Ленинграде. Раннее детство совпало с началом войны. Отец, Сафронов Николай Иванович, погиб в 1942 г. под Нарвой. Мать, Анна Ивановна, с Ирой во время блокады находились в Ленинграде. В 1944 г. И. Н. поступила в 1-й класс школы № 280. В январе 1945 г. ее мать была репрессирована и выслана в г. Норильск. Второй матерью для Иры стала ее тетя —

Рис. 1. В Западном Казахстане. 2005 г.

З. И. Петушкова. С 1945 по 1948 г. И. Н. училась в знаменитом Ленинградском хореографическом училище им. А. Я. Вагановой, следуя по стопам своей старшей сестры, известной балерины, ныне профессора С.-Петербургской Академии балета Л. Н. Сафроновой. По окончании средней школы И. Н. поступила на географический факультет Ленинградского государственного университета (ЛГУ). Там она специализировалась на кафедре ботанической географии, которую возглавлял проф. А. А. Корчагин. На факультете в то время преподавали многие известные ботанико-географы и географы: А. А. Юнатов, Б. А. Тихомиров, И. И. Абрамов, М. В. Сенянинова-Корчагина, Л. М. Зауер, Б. В. Виноградов, М. М. Ермолаев, И. И. Бабков, М. Д. Уфимцева-Скарлыгина и др. С некоторыми из них контакты продолжались практически в течение всей жизни.

Становление Ирины Николаевны Сафроновой как ученого связано с Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова РАН. Она была аспиранткой академика Е. М. Лавренко, а потом долгие годы работала под его руководством. Влияние Е. М. Лавренко было огромно. Отношения учителя и ученицы переросли в дружеские. И. Н. писала ему длинные письма из всех своих поездок. Зимой были беседы в его рабочем кабинете.

Рис. 2. В аспирантские годы. 1963 г.

Полевой опыт приобретался в крупных экспедициях. Еще студенткой И. Н. проходила практику в Казахстане в комплексной экспедиции БИН и ЗИН АН СССР, которую возглавляли Е. М. Лавренко и Л. В. Арнольди. После окончания университета она сразу приняла участие в Ландшафтно-геохимической экспедиции под руководством крупного ученого М. М. Ермолаева, включавшей разных специалистов (геологов, геохимиков, физико-географов, ботанико-географов, почвоведов и т. п.). Во время аспирантуры и после ее окончания И. Н. работала в маршрутных отрядах Отдела геоботаники с такими известными учеными, как Е. И. Рачковская, З. В. Карамышева, И. В. Борисова, Р. В. Камелин, В. И. Василевич и др.

Экспедиции продолжались по несколько месяцев. Они обогащали молодых сотрудников опытом работы, были школой жизни. Результаты экспедиций — это не только накопление огромного материала, но и следующая затем его обработка, осмысление и анализ и, как результат, — публикация статей, составление карт, доклады и лекции.

Начало научных исследований И. Н. связано с изучением растительности степей. В 1966 г. она защитила кандидатскую диссертацию на тему «Степные кустарники и кустарниковые степи Северного и Центрального Казахстана». С 1976 г. И. Н. пришлось переключиться на изучение пустынь, войдя в состав большого коллектива по созданию карты Казахстана и Средней Азии. Начался период сбора новых данных и расширения кругозора. Последовали ежегодные экспедиции в разные регионы пустынной области, особенно частые — на Мангышлак.

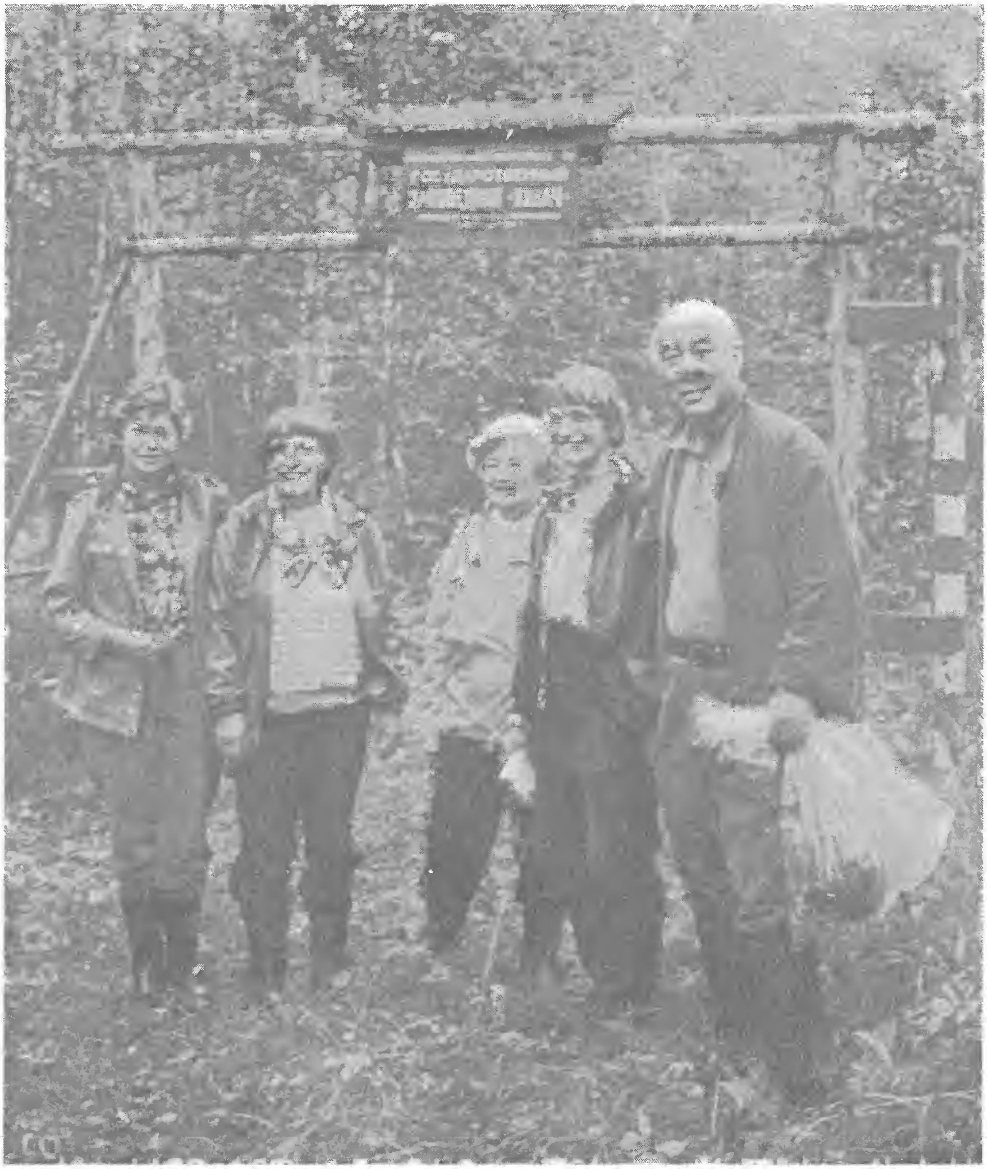


Рис. 3. Международная экскурсия в заповедник Кивач. 1995 г.

Слева направо: Т. В. Котова (МГУ), Г. Н. Огуреева (МГУ), Т. К. Юрковская (БИН РАН), И. Н. Сафронова (БИН РАН), Yong Shipeng (КНР).

Растительность Мангышлака стала темой докторской диссертации, которая была успешно защищена в 1992 г. На визитной карточке И. Н. изображено маленькое растение — *Lappula saphronoviae* R. Kam. — новый для науки вид, собранный на Мангышлаке. После защиты начался следующий этап научной деятельности. Появились не только знания и опыт, но и уверенность в своих силах. В 1996 г. была опубликована монография «Пустыни Мангышлака (очерк растительности)». И. Н. участвует в многочисленных ботанико-географических и картографических отечественных и зарубежных проектах, выполняемых большими коллективами

Рис. 4. Описание растительности.
2000 г. Туркмения.

(«Карта растительности СССР», «Карта растительности Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области)», «Ботаническая география Казахстана и Средней Азии», «Карта растительности Европы», «Циркумполярная карта растительности Арктики» и др.). И. Н. органично влилась в русло международной науки о растительности. Так, в 1994 г. во Франции (Байоль) она делает доклад на симпозиуме Международной ассоциации геоботаники (IAVS) и вступает в члены этой организации. И затем она уже постоянный участник и докладчик на многих симпозиумах IAVS (в Швеции, Испании, Японии, Германии, Бразилии). В 2002 г. ее выбирают в состав Совета этой ассоциации.

И. Н. уделяет большое внимание изучению флоры. Ее гербарные сборы составили ценное пополнение коллекции азиатского гербария БИН РАН. Многочисленные образцы такого трудного рода, как *Artemisia* из подрода *Seriphidium*, помогли разобраться в его системе и понять экологию отдельных видов.

Рис. 5. В экспедиции. Дорога из пос. Эльтон на соляной купол Улаган. 2005 г.

Человек творческий и постоянно ищущий новых знаний и впечатлений, И. Н. не ограничивалась обязательной тематикой. Ее всегда манили трудности и их преодоление, новые районы исследований. Даже во время отпусков были экспедиции. Так в ее биографии появился Крайний Север. И. Н. — одна из немногих ботаников, посетивших архипелаги Земля Франца-Иосифа, Северная Земля, острова Колгуев, Визе, Уединения, Андрея. В Арктике она работала в основном как флорист и коллектор, ее сборы не только существенно пополнили северный гербарий БИН, но и дали сведения, уточнившие представления о местонахождениях видов и их ареалах.

Трудно даже представить, что мы отмечаем 70-летний юбилей Ирины Николаевны, столь интенсивно она работает. Она — исполнитель большой коллективной темы Лаборатории и руководитель ряда ее разделов, участник и руководитель грантов РФФИ. Была руководителем с российской стороны гранта INCO COPERNICUS. От России в этом гранте участвовали сотрудники БИН РАН, СПбГУ и МГУ, а также Франция (главный координатор), Германия и Грузия. С 2003 по 2005 г. являлась исполнителем по Программе РАН «Биоразнообразие». Была руководителем и организатором многих экспедиций, в том числе и международных. В одной из экспедиций участвовали почти 20 человек из разных стран (Германии, Франции, Казахстана, Астрахани, Москвы, С.-Петербурга). Постоянно выступает с докладами на различных всероссийских и международных форумах, знакомится с разнообразием растительного мира других стран в научных экскурсиях — в Бразилии, Италии, Ирландии, Великобритании.

Ирина Николаевна является членом редколлегии «Ботанического журнала», а также «Поволжского экологического журнала» (Саратов). Она руководит работой аспирантов, является секретарем секции геоботаники РБО и сопредседателем От-

Рис. 6. На оз. Эльтон. 2005 г.

деления биогеографии РГО, членом диссертационного Совета БИН РАН по защитам докторских диссертаций. Кроме того, в течение последних лет И. Н. занимается педагогической деятельностью в Государственной полярной академии, где читает курс «Биогеография».

Ирина Николаевна — увлеченный фотограф. Где бы она ни находилась, она не расстается с фотоаппаратом. Ее фотоархив огромен, поражает разнообразием сюжетов и высоким качеством изображений. В нем есть и черно-белые фотографии, и тысячи цветных слайдов, часто из уникальных мест. Их показ на протяжении многих лет вызывает огромный интерес и восхищение у коллег — и российских, и зарубежных.

И. Н. — очень общительный человек, легко сходится с людьми, у нее много друзей по всему свету, и она верна дружбе. Ежегодно в начале января, вот уже почти 35 лет, в ее уютном доме собирается круг друзей на «елку»: здесь экспромты, веселое и непринужденное общение. Среди участников этих встреч дети и внуки друзей. Молодежь любит и ждет эти праздники, потому что молода душой сама хозяйка.

Пожелаем Ирине Николаевне Сафроновой успехов во всех ее начинаниях, неувядающей энергии, здоровья и неиссякаемого оптимизма.

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ ТРУДОВ И. Н. САФРОНОВОЙ

1963. Кустарниковые степи и кустарниковые заросли в сухостепной и пустынно-степной подзонах Центрального Казахстана // Бот. журн. Т. 48. № 10. С. 1527—1533.

1965. О распространении и экологии *Caragana bongardiana* (Fisch. et Mey.) Pojark. // Бот. журн. Т. 50. № 8. С. 1126—1130.

Степные кустарники и кустарниковые степи Северного и Центрального Казахстана: Дис. ... канд. биол. наук. Л. 317 с.

1967. О географии и фитоценологии степных кустарников Центрально-Казахстанского мелкосопочника // Бот. журн. Т. 52. № 6. С. 844—851.

1968. Новые данные о распространении *Caragana bongardiana* (Fisch. et Mey.) Pojark в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике // Бот. журн. Т. 53. № 10. С. 1462—1463.

О распространении *Stipa korshinskyi* Roshev. // Бот. журн. Т. 53. № 5. С. 769—771.

Растительный покров степей западной части Тургайской столовой страны // Матер. межвузовского симп. «Изучение природы степей». Одесса. С. 133—134.

1969. Комплексная характеристика основных компонентов степных сообществ *Spiraea hypericifolia* L. (ареал, фитоценотическая характеристика, экобиоморфа) // Биокомплексные исследования в Казахстане. Л. Т. 2. С. 238—251.

1971. Основные закономерности распределения растительного покрова и геоботаническое районирование степей восточной части Актюбинской области // Бот. журн. Т. 56. № 1. С. 31—47.

1972. О заседаниях секции геоботаники годичной сессии научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» // Геоботаническое картографирование 1972. Л.: Наука. С. 70—78. (Совместно с И. Т. Федоровой).

1973. Дискуссия об отношении комплексного ботанико-географического районирования к неботаническим видам природного районирования // Бот. журн. Т. 58. № 1. С. 162—170. (Совместно с Б. А. Юрцевым).

1974. Некоторые данные о связи единиц ботанико-географического районирования и классификации растительного покрова (на примере растительности междуречья Волга—Урал в пределах Евразиатской степной области) // Тез. докл. на IV Всесоюз. совещ. по классификации растительности. Львов. С. 53—54.

О растительности меловых возвышенностей западной степной части Актюбинской области // Бот. журн. Т. 59. № 11. С. 1640—1648.

1975. О зональном разделении растительного покрова междуречья Волга—Урал // Бот. журн. Т. 60. № 6. С. 823—831.

1976. Ареалы степных кустарников из рода *Spiraea* L. (сем. *Rosaceae* Juss.) и рода *Caragana* Lam. (сем. *Fabaceae* Lindl.) и сообществ с их участием на территории Казахского мелкосопочника // Бот. журн. Т. 61. № 5. С. 663—675.

К флоре и растительности о. Октябрьской Революции (архипелаг Северная Земля) // Ботаника: Тез. докл. на VII симп. «Биол. проблемы Севера». Петрозаводск. С. 191—193.

Секционное заседание «Районирование и картографирование растительного покрова» // Геоботаническое картографирование 1976. Л.: Наука. С. 75—79. (Совместно с Е. И. Рачковской).

1977. Об использовании пространственных единиц при картировании растительного покрова степной части Подуральского плато в м. 1 : 2 500 000 // Тез. докл. на V Всесоюз. совещ. по классификации растительности. Новосибирск. С. 71—72.

1979. Карта растительности европейской части СССР, м. 1 : 2 500 000. (Коллектив авторов).

О работе VII Всесоюз. конф. по тематическому картографированию // Геоботаническое картографирование 1979. Л.: Наука. С. 46—49. (Совместно с И. С. Ильиной).

Среднемасштабная карта растительности степной части Подуральского плато (Актюбинская область) // Геоботаническое картографирование 1979. Л.: Наука. С. 21—32.

Сосудистые растения мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука. С. 50—53.

1980. К флоре о. Котельный (Новосибирские острова) // Бот. журн. Т. 65. № 4. С. 544—551.

О работе совещания по картированию песков // Геоботаническое картографирование 1980. Л.: Наука. С. 75—78.

Пустыни // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. С. 285—295.

Растительный покров степной части Подуральского плато // Современные проблемы биогеографии. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 60—68.

1981. Флора о. Октябрьской Революции // Труды ААНИИ «Исследования ледникового покрова и перигляциала Северной Земли». Л.: Гидрометеоиздат, 1981. Т. 367. С. 142—151.

1982. Карта растительности плато Устюрт // Геоботаническое картографирование 1982. Л.: Наука. С. 28—40. (Совместно с Е. А. Востоковой).

Материалы к флоре района мыса Святой Нос (Арктическая Якутия) // Бот. журн. Т. 67. № 12. С. 1660—1669.

О растительном покрове плато Устюрт // Бот. журн. Т. 67. № 5. С. 753—760.

1983. Материалы к флоре островов Мейбел и Гукера (архипелаг Земля Франца-Иосифа) // Бот. журн. Т. 68. № 4. С. 513—519.

1984. Карта растительности СССР, м. 1 : 16 000 000 // Атлас СССР. М.: ГУГК. (Совместно с С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Г. Д. Катениной, З. В. Карамышевой).

О зональности растительности покрова плато Устюрт // Природа, почвы и проблемы освоения пустыни Устюрт. Пущино. С. 154—161.

1985. Карта растительности европейских стран-членов СЭВ (Общие положения. Легенда) // Геоботаническое картографирование 1985. Л.: Наука. С. 3—34. (Совместно с И. Бондев, А. Борхиди, Г. Гофманн, С. А. Грибовой, Н. Доница, Т. И. Исаченко, З. В. Карамышевой, Е. М. Лавренко, В. В. Липатовой, В. Матушкевич, Я. Михалка, Я. Моравец, Г. Ш. Нахуцришвили, Р. Нейхейсл, Х. Рыбничек, Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Т. К. Юрковской).

О закономерностях растительности плато Устюрт // Тр. Ин-та почвоведения и агрохимии «Проблемы освоения пустынь». Ташкент: Мехнат. Т. 28. С. 161—169.

1986. Ареалы видов рода *Caragana* Fabr. // Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука. Т. 3. С. 16—22.

Карта растительности Мангышлака // Геоботаническое картографирование 1986. Л.: Наука. С. 41—45.

Новая обзорная карта растительности СССР // Геоботаническое картографирование 1986. Л.: Наука. С. 3—13. (Совместно с А. В. Беловым, С. А. Грибовой, И. С. Ильиной, Т. И. Исаченко, З. В. Карамышевой, Т. В. Котовой, Г. М. Ладыгиной, В. В. Липатовой, Н. П. Литвиновой, Е. И. Рачковской, Т. К. Юрковской).

О растительности островов Мейбел и Гукера (архипелаг Земля Франца-Иосифа) // Природные комплексы Арктики и вопросы их охраны. Л.: Гидрометеоиздат. С. 51—63.

1987. О научных чтениях памяти академика В. Б. Сочавы // Геоботаническое картографирование 1987. Л.: Наука. С. 91—93. (Совместно с В. Г. Волковой).

Флора окрестностей с. Островного в средней части бассейна р. Малый Анюй (Западная Чукотка) // Бот. журн. Т. 72. № 8. С. 1115—1126. (Совместно с Т. М. Заславской).

1988. Отражение структуры и динамики растительного покрова на карте пустынных территорий Казахстана и Средней Азии // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. на VIII Делег. съезде ВБО. Алма-Ата. С. 244—245. (Совместно с Е. И. Рачковской, Н. М. Калиберновой, Н. И. Никольской, В. Н. Храмцовым).

1989. Галофитная растительность // Метод. указания по картам для высш. уч. зав. «Растит. СССР, м. 1 : 4 000 000». М. Т. 1. С. 45—46.

Пустыни // Метод. указания по картам для высш. уч. зав. «Растит. СССР, м. 1 : 4 000 000». М. Т. 1. С. 34—37.

Проект легенды мелкомасштабной карты растительности пустынь Казахстана и Средней Азии // Геоботаническое картографирование 1989. Л.: Наука. С. 3—40. (Совместно с Е. И. Рачковской, В. Н. Храмцовым, Н. И. Акжигитовой, Б. Б. Бердыевым, Е. А. Востоковой, Д. Д. Вышивкиным, Г. С. Каленовым, Н. М. Калиберновой, Л. Я. Курочкиной, Г. Б. Макулбековой, Н. И. Никольской, С. С. Новиковой, Н. П. Огарь, Р. П. Плисак).

Сравнительная характеристика четырех конкретных флор гор Бырранга (Таймыр) // Бот. журн. Т. 74. № 5. С. 718—731. (Совместно с М. В. Соколовой).

О флоре и растительности островов Андрея, Уединения и Визе (Северный Ледовитый океан) // Бот. журн. Т. 74. № 7. С. 1003—1011. (Совместно с Е. А. Ходачек).

1990. К вопросу о зональности растительного покрова пустынь Казахстана и Средней Азии // Бот. журн. Т. 75. № 5. С. 17—26. (Совместно с Е. И. Рачковской, В. Н. Храмцовым).

Карта растительности СССР для вузов, м. 1 : 4 000 000. М.: ГУГК. (Коллектив авторов).

Флора острова Колгуева // Бот. журн. Т. 75. № 11. С. 1538—1547.

1991. Ботанико-географическое районирование Мангышлака // Бот. журн. Т. 76. № 9. С. 1250—1262.

Растительность Мангышлака // Бот. журн. Т. 76. № 2. С. 205—216.

Растительность Мангышлака (классификация, картографирование, районирование): Дис. ... д-ра биол. наук. СПб. Т. 1. С. 1—329.

Растительность Мангышлака (классификация, картографирование, районирование): Дис. ... д-ра биол. наук. СПб. Т. 2. С. 330—683.

1992. Список сосудистых растений Мангышлака // Бот. журн. Т. 77. № 11. С. 100—115.

1993. Карта растительности Волгоградской области, м. 1 : 2 000 000 // Атлас Волгоградской обл. Киев, 1993.

О флоре Мангышлака // Бот. журн. Т. 78. № 8. С. 60—66.

О флоре острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. Т. 78. № 2. С. 79—84.

1994. Новая карта ботанико-географического районирования Казахстана и Средней Азии в пределах пустынной области // Геоботаническое картографирование 1992. Л.: Наука. С. 33—49. (Совместно с Е. И. Рачковской).

The Western Turan desert vegetation: Phytotaxonomic diversity // Colloques Phytosociologiques, XXIII, «Large Area Vegetation Surveys», Bailleul. P. 511—517.

Desert vegetation of the Western Turan // Proceedings of the International Symposium on Grassland Resources. August 15—20, 1993. Hohhot. China. Edited by Li Bo China Agriculture Scientech Press, Beijing. P. 533—536.

1995. Карта растительности Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области), м. 1 : 2 500 000. На 3 листах. М. (рус., англ.). (Коллектив авторов).

Растительность Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной обл.). Пояснительный текст и легенда к карте (рус., англ.). СПб. 130 с. (Коллектив авторов).

Vegetation // Franz-Yoseph Land. Oslo. P. 32—37. (Совместно с Andrei Glasovskiy).

Vegetation. South America. S. 1 : 20 000 000 // Electron atlas «Our Earth» Esoi. Publ. House. Redlands. USA. (Совместно с V. N. Khramtsov).

Vegetation of the South America. Explanatory text for the map, s. 1 : 20 000 000 // Electron atlas «Our Earth» Esoi. Publ. House. Redlands. USA. 6 p. (Совместно с V. N. Khramtsov).

1996. Карта восстановленной растительности. Центральной и Восточной Европы, м. 1 : 2 500 000. На 6 листах. СПб-Винница. (Коллектив авторов).

Пустыни Мангышлака (очерк растительности) // Тр. БИН РАН. Вып. 18. СПб. 212 с.

Reconstruction vegetation map of the Central and Eastern Europe. S. 1 : 2 500 000. 6 sheets. (Коллектив авторов).

Possibilities for the Preparation of Asia Vegetation Map on the Bases of Small-Scale Vegetation Mapping // Plant life in Southwest and Central Asia. Proceeding of the IVth Plant life in South-West Asia Symposium held in Izmur. Ege University Press, 35100 Bornova, Izmur—Turkiye. P. 550—554.

Species of *Artemisia* subgenus *Seriphidium* in the West Turan and their ecology // In P. D. S. Caligari & D. J. N. Hind (eds). Compositae: Biology & Utilization. Proceedings of the International Compositae Conference, Kew, 1994. (D. J. N. Hind, Editor-in-Chief). Royal Botanic Gardens, Kew. UK. Vol. 2. P. 105—110.

1997. К созданию новой обзорной карты растительности Азии, м. 1 : 4 000 000 // Геоботаническое картографирование 1996. СПб. С. 56—63. (Совместно с Т. К. Юрковской, И. С. Ильиной, Р. В. Камелиным, Т. В. Котовой, Г. Н. Огуреевой, Л. П. Паршутиной, Н. В. Анисимовой).

Флористические находки на острове Верн (Карское море) // Бот. журн. Т. 82. № 1. С. 117—118.

1998. Некоторые актуальные вопросы ботанической географии Северного Прикаспия // Проблемы ботанической географии. К 80-летию кафедры биогеографии Санкт-Петербургского государственного университета. СПб. С. 100—106.

Фитоценотическая характеристика полынников Мангышлака — Artemisieta terrae-albae, Artemisieta lerchianae и Artemisieta kemrudicae // Бот. журн. Т. 83. № 4. С. 16—29.

Endemics of the Mangyshlak and their significance for vegetation cover // Plant life in South-West and Central Asia. V Inter. Symposium. Ed. Prof. O. A. Ashurmetov. Tashkent: Chinor ENK. P. 145—146.

1999. Зоны и и типы поясности растительности России и сопредельных территорий, м. 1 : 8 000 000. Пояснительный текст и легенда к карте. М.: МГУ. 64 с. (Совместно с Г. Н. Огуреевой, Т. К. Юрковской, И. М. Микляевой, Т. В. Котовой).

Карта «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий» для высш. учебн. заведений, м. 1 : 8 000 000. На 2 листах. М.: ТОО «ЭКОР». (Совместно с Г. Н. Огуреевой, Т. К. Юрковской, И. М. Микляевой, Т. В. Котовой).

Об общих закономерностях распространения растительного покрова на Прикаспийской низменности и влиянии антропогенного фактора // Биол. проблемы и перспективы их изучения в регионах Касп. моря: Тез. докл. на Всеросс. конф., посв. 25-летию Прикасп. ин-та биол. ресурсов ДНЦ РАН. Махачкала. С. 45—49.

2000. Кустарниковые и полукустарниковые пустыни Прикаспия и Западного Турана // Бот. журн. Т. 85. № 2. С. 27—34.

О картировании растительности Нижней Волги // Геоботаническое картографирование 1998—2000. СПб. С. 62—76. (Совместно с Н. М. Новиковой, И. С. Ильиной).

Современные проблемы ботанической географии пустынь Прикаспийской низменности // Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии: Сборник, посвященный 100-летию Е. М. Лавренко. С. 70—72.

Ecological classification of shrubs and semishrubs in Temperate Deserts of Eurasia // Proceedings of the 41st Symposium of IAVS. Uppsala, Opulus Press, Sweden. P. 120—122.

Karte der natürlichen Vegetation Europas/ Map of the Natural Vegetation of Europe. Maßstab/ Scale 1 : 2 500 000. Karten/ Maps / zusammengestellt und bearbeitet von/ complied and revised by Udo Bohn, Gisela Gollub, Christoph Hettwer. Bundesamt für Naturschutz/ Federal Agency for Nature Conservation. Bonn—Bad—Godesberg 2000. 9 blatts/ sheets. Карта на 9 листах (англ., нем.). (Коллектив авторов).

Karte der natürlichen Vegetation Europas/ Map of the Natural Vegetation of Europe. Maßstab/ Scale 1 : 2 500 000. Legende/ Legend / zusammengestellt und bearbeitet von/ complied and revised by Udo Bohn, Gisela Gollub, Christoph Hettwer. Bundesamt für Naturschutz/ Federal Agency for Nature Conservation. Bonn—Bad—Godesberg 2000. 153 p. I—XVI. 153 p. (англ., нем.). (Коллектив авторов).

2001. Новые сведения о флоре и растительности о. Большевик (архипелаг Северная Земля) // Проблемы сохранения биоразнообразия в наземных и морских экосистемах Севера: Тез. докл. на Межд. конф. и выездной сессии Отд. общ. биол. Росс. АН. Апатиты. С. 32—33.

О 43-м симпозиуме Международной ассоциации геоботаников (IAVS) (23—28 июля 2000 г., Нагано, Япония) // Бот. журн. Т. 86. № 4. С. 174—177. (Совместно с Т. К. Юрковской).

2002. Использование эколого-фитоценотической классификации пустынь и степей при создании «Карты растительности Европы», м. 1 : 2 500 000 // Аридные экосистемы. Т. 8. № 16. С. 28—39.

Макроструктура растительного покрова России: анализ карты // Геоботаническое картографирование 2001—2002. СПб. С. 3—15. (Совместно с Т. К. Юрковской, И. С. Ильиной).

О Прикаспийской подпровинции Сахаро-Гобийской пустынной области // Бот. журн. Т. 87. № 3. С. 57—62.

Фитоэкологическое картографирование Северного Прикаспия // Геоботаническое картографирование 2001—2002. СПб. С. 44—65.

О *Salsola arbusculiformis* Drob. на западной границе ее распространения // Итоги и перспективы развития ботанической науки в Казахстане: Матер. конф., посвященной 70-летию Института ботаники и фитоинтродукции. Алматы. С. 122—124.

Современное состояние и динамика степной и пустынной растительности Северного Прикаспия // Матер. V Всерос. конф. «Эколого-биологические проблемы Волжского региона и Прикаспия». Астрахань. С. 169—171.

2003. Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области) / Botanical geography of Kazakhstan and Middle Asia. (русск., англ.) / Под ред. Рачковской Е. И., Храмцова В. Н., Волковой Е. А. (Коллектив авторов).

Некоторые проблемы установления границы между степной и пустынной зонами на Прикаспийской низменности // Степи Северной Евразии: Матер. 3-го Междунар. симп. Оренбург. С. 447—449.

О мелкомасштабном картографировании растительности Азиатской России // Ботанические иссл. Азиатской России: Матер. XI съезда РБО (18—22 авг. 2003 г. Новосибирск—Барнаул). Барнаул. Т. 2. С. 442—444.

Formation O. (Die naturlichen Vegetationasformationen Europas und ihre Untergliederung) // Karte der naturlichen Vegetation Europas/ Map of the Natural Vegetation of Europe. Masstab/Scale 1 : 2 500 000. Erlauterungstext/ Explanatory Text. Zusammengestellt und bearbeitet von / Complied and revised by Udo Bohn, Gisela Gollub, Christoph Hettwer, Zdenka Neuhauslova, Heiz Schluter, Herbert Weber (GIS). Bundesamt fur Naturschutz. Federal Agency for Nature Conservation. Bonn, Germany. P. 468—473.

Circumpolar Arctic Vegetation Map, Scale 1 : 7 500 000 // CAVM Team. 2003. Conservation of Arctic Flora and Fauna (CAFF). Map No 1. US Fish and Wildlife Service, Anchorage, Alaska. 1 sheet. (Коллектив авторов).

2004. Карта растительности, м. 1 : 15 000 000 // Национальный атлас России. Т. 1. Общая характеристика территории. (Совместно с Т. К. Юрковской, И. С. Ильиной).

On phytocoenotical mapping of the Caspian Desert Region // Annali di Botanica n. s. Rome. Vol. IV. P. 83—93.

2005. Об опустыненных степях Нижнего Поволжья // Поволжский экологический журнал. № 3. С. 262—268.

О фитоценотическом разнообразии опустыненных степей Причерноморско-Казахстанской подобласти Евразиатской степной области // Вопросы степеведения. Оренбург. Т. 5. С. 19—27.

Об основных видах районирования в ботанической географии // Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы: Тез. докл. Международной конференции / Под ред. А. Н. Сенникова и Д. В. Гельтмана М.; СПб. С. 101—102. (Совместно с Т. К. Юрковской).

Ecological classifications of steppe and desert vegetation for the European vegetation map // Bohn, U. & Hettwer, C. & Golub G. [Bearb./ Ed.]: Anwendung und Auswertung der Karte der naturlichen Vegetation Europas / Application and Analysis of the Map of the Natural Vegetation of Europe. Bonn (Bundesamt für Naturschutz) BfN-Skripten 156: 446 S./p. Bonn. Germany. P. 151—161.

2006. Виды-эдификаторы растительного покрова северной части о. Большевик (архипелаг Северная Земля) // Устойчивость экосистем и проблема сохранения биоразнообразия на Севере: Матер. Междунар. конф. Кировск, 26—30 августа 2006 года. Т. 1. Пленарные доклады. Флора и растительность. Фауна. Кировск. № 1. С. 190—193.

Можно ли подзону опустыненных степей называть экотоном // Аридные экосистемы. Т. 12. № 30—31. С. 104—110.

О фитоценотическом разнообразии северо-запада о. Большевик (архипелаг Северная Земля) // Биоразнообразие растительного покрова Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана: Матер. Всерос. конф. (Сыктывкар, 22—26 мая 2006 г.). Сыктывкар. С. 93—94.

On the problems of nature conservation in the desert zone in Russia // Nature Conservation. Concepts and Practice. Eds Dan Gafta, John Akeroyd. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. P. 441—443.

2007. О степях в верховьях р. Онон (долина р. Галзутый, Читинская область) // Матер. Междунар. конф. «Биологическое разнообразие азиатских степей». Костанай, Казахстан, 3—4 апреля 2007 г. Костанай. С. 118—120. (Совместно с Е. О. Головиной).

Экспедиции И. Н. Сафроновой

1958: Центральный Казахстан. **1959:** Центральный Казахстан. **1960:** Южный Урал. **1961:** Южный Урал. **1962:** Южный Урал. **1964:** Восточный Казахстан. **1966:** Восточный Казахстан. **1967:** Тургайское плато (Западный Казахстан). **1968:** Подуральское плато (Западный Казахстан). **1969:** Чукотский п-ов и о-в Врангеля. **1970:** Подуральское плато и Мугоджары; стационар БИН РАН «Тарея» на р. Пясине (п-ов Таймыр); Западный Казахстан. **1971:** Монголия. **1972:** Прикаспий; Западная Чукотка; Мыс Челюскина—мыс Фаддея (п-овТаймыр). **1974:** О-в Котельный (арх. Новосибирские острова); Тургай с Институтом географии АН СССР (г. Москва). **1975:** Подуральское плато и Мугоджары; о-в Октябрьской Революции (арх. Северная Земля). **1976:** Туран (плато Устюрт—Карсакпайское плато—оз. Балхаш); Мыс Св. Нос (Восточная Сибирь); Плато Устюрт с Институтом агрохимии и почвоведения, г. Пущино. **1977:** Туран (Кызыл-Кумы—Каратау—Джунгарские ворота); Западная Чукотка. **1978:** Мангышлак и плато Устюрт; Хр. Бырранга (п-ов Таймыр). **1979:** По Вологодской области с Почвенным музеем им. В. В. Докучаева (СПб.); Архипелаг Земля Франца-Иосифа (острова Мейбел и Гукера); Туран (Керки—Репетек—Кушка—Бадхыз—Теджен—Красноводское плато). **1980:** Мангышлак. **1981:** Таджикистан; П-ов Ямал. **1982б.** Туран (Бадхыз—плато Устюрт—Мангышлак); По Центральной России с Почвенным музеем им. В. В. Докучаева (СПб.); О-в Колгуев. **1983:** Туран (Кушка—Бадхыз—Каракумы—вост. берег Кара-Богаз-Гола—Мангышлак); Корякия (Тамватней). **1984:** Туран (Душанбе—Карабиль—Бадхыз—Ашхабад—Красноводское плато); Туран (Алма-Ата—Панфилов—плато Бетпак-Дала—Прикаспийские Каракумы—Челкар—Гурьев). **1985:** п-ов Таймыр (Мыс Стерлигова) и острова Северного Ледовитого океана (Андрея, Визе и Уединения); Кавказ (Ереван—Баку—Махачкала). **1986:** Туран (от Юго-Западной Туркмении до оз. Зайсан); Курильские острова и о-в Сахалин. **1987:** Приаралье; О-в Врангеля. **1988:** Соловецкие острова (Арктическая экспедиция НИИ культуры, г. Москва). **1989:** Мангышлак. **1991:** О-в Большевик (архипелаг Северная Земля); Мангышлак. **1992:** О-в Большевик (архипелаг Северная Земля). **1993:** Международная экспедиция по Туркмении; Международная научная экскурсия по Северо-Восточному Китаю. **1994:** Поездка в пустыню Негев (Израиль); Международная экспедиция по Туркмении. **1995:** Международная экспедиция на Мангышлак; Международная научная экскурсия в заповедник «Кивач». **1996:** гора Б. Богдо (Астраханская обл.). **1997:** Прикаспий (Калмыкия и Астраханская обл.). **1998:** Международная экспедиция в Прикаспий. **1999:** Прикаспий (Астраханская обл., Волгоградская обл., Калмыкия). **2002:** Международная научная экскурсия по Бразилии; Международная научная экскурсия по Италии; В дельте Волги (зап. часть) с НПП «Эколого-аналитический центр», г. Москва; Западный Казахстан (Уральск—Аралсор—Рын-пески—Уральск); Оз. Баскунчак и оз. Эльтон. **2003:** Даурия (Читинская обл.); Прикаспий и Оренбургский степной заповедник. **2004:** Оренбургский заповедник—заповедник Галичья Гора; Даурия (Читинская обл.). **2005:** Международная научная экскурсия по Ирландии; По ботаническим садам Великобритании; Даурия; Оренбургский заповедник и Природные парки: Щербаковский и Эльтонский. **2006:** Даурия; Монголия.

УДК 919 : 58

© О. Н. Терещенко

100 ЛЕТ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ НИКОЛАЯ ИВАНОВИЧА РУБЦОВА (1907—1988)

O. N. TERESHCHENKO. 100TH ANNIVERSARY OF NIKOLAY IVANOVICH RUBTZOV (1907—1988)

Киев

Поступила 21.11.2006

25 января 1907 г. в маленьком фабричном городке Середа (ныне Фурманов) близ г. Иванова в семье ткача родился мой отец — Николай Иванович Рубцов. Пройдя нелегкий жизненный путь, начав трудовую деятельность простым рабочим на ткацкой фабрике, он стал известным геоботаником, ботанико-географом и флористом, доктором биологических наук, профессором, Заслуженным деятелем науки Украины. Перу Н. И. Рубцова принадлежит более 180 научных работ. Его именем названы 9 видов цветковых растений, 4 вида микромицетов, имя «Николай Рубцов» носят 3 сорта декоративных растений. В Джунгарском Алатау в Казахстане гляциологи присвоили одному из ледников название «Ледник Рубцова» в знак признательности за большие заслуги в изучении географии и растительности этого края.

С детства Н. И. интересовался природой и растениями. Этому способствовали красота и богатство ландшафтов окружающего края. Работая на огороде вместе со своим братом, ставшим известным садово-парковым архитектором, Л. И. Рубцовым, будущий ученый проводил опыты по скрещиванию растений. Страсть к путешествиям выразилась в том, что, будучи подростком Н. И. убежал со своим другом... в Персию. Правда, до Персии они не добрались, были как беспризорники отправлены в детский дом, а потом переправлены домой к родителям.

Окончив начальную школу в Середе и с 14 лет начав трудиться на ткацкой фабрике г. Иваново, Н. И. все свободное время упорно занимался самообразованием. В 1925 г. он успешно сдал экзамены в Нижегородский университет. Здесь на биологическом факультете он слушал лекции замечательных ученых того времени: С. С. Станкова — по систематике и географии растений, А. Р. Миненкова — по физиологии растений, А. Д. Некрасова — по эволюционной теории. Благодарность к своим учителям, привившим ему истинную любовь к науке, он пронес через всю свою жизнь.

Еще студентом Н. И. принимал участие в научных экспедициях, опубликовал свою первую работу в ежегодном отчете Нижегородского общества естествоиспытателей, членом студенческого кружка которого он являлся.

В 1929 г. в составе почвенно-географической экспедиции Нижегородского университета Н. И. отправился в район Общего Сырта, Уральского округа, для изучения и картографирования земель, отводимых под зерновые культуры. Этот год и явился началом работы Рубцова в Казахстане, любимой работы, которой он отдал 25 лет жизни.

В 1930 г. по окончании университета Н. И. получил приглашение на работу в Почвенный институт Казахстана, находившегося тогда в Кзыл-Орде, который позднее был реорганизован и переведен в систему ВАСХНИЛ в Алма-Ату. Здесь совместно с А. В. Прозоровским и А. А. Дмитриевой, Н. И. в 1932 г. подготовил и издал Геоботаническую карту Казахстана в масштабе 1 : 2 000 000. Эта карта получила очень высокую оценку ботаников как одна из лучших сводок по растительности.

С 1933 по 1955 г. Н. И., работая в Казахском филиале АН СССР, выполнял ботанико-географические исследования в различных районах Казахстана: в Заилийском и Джунгарском Алатау, в Северном и Южном Прибалхашье, в пустыне Бетпак-Дала. Результаты этих исследований в большей части опубликованы.

В 1941 г. Н. И. был мобилизован на фронт. Командуя стрелковой ротой, он участвовал в боях на Северном Кавказе и 3-м Украинском фронтах, был трижды ранен. После последнего очень тяжелого ранения в грудь, полученного при форсировании Днепра в 1943 г., чудом выжив, он был демобилизован и возвратился в Алма-Ату.

Здесь он снова приступил к работе в Казахском филиале АН СССР заместителем директора Института ботаники и почвоведения. В 1945 г. Н. И. организовал отдел геоботаники в этом институте, коллективом которого руководил до 1955 г. За этот период он опубликовал целую серию ценных работ по растительному покрову Тянь-Шаня и Джунгарского Алатау, защитил кандидатскую диссертацию «Растительный покров Джунгарского Алатау», которая была опубликована и до сих пор является наиболее ценной сводкой по этому району. Докторская диссертация «Северотяньшаньская геоботаническая провинция и ее растительные ресурсы», капитальная работа, защищенная в 1953 г. в Ленинграде в Ботаническом институте АН СССР, явилась итогом работы в Джунгарском Алатау и горах Казахстана. В это же время вышли в свет такие крупнейшие картографические сводки, как «Геоботаническая карта СССР» и «Карта растительности Средней Азии», одним из основных соавторов которых являлся Н. И. Рубцов. Как флорист и ботанико-географ Н. И. известен своими большими гербарными сборами в пустынном и горном

Казахстане, исчисляемыми тысячами листов, ныне хранящимися в гербариях Казахстана и Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (С.-Петербург). По этим сборам описаны около 20 новых для науки видов. Наиболее интересной и важной работой этого периода явилась статья «О родовом эндемизме флоры Средней Азии». В ней впервые показан высокий уровень этого явления в среднеазиатской флоре. Позднее данные, изложенные в этой статье, были дополнены и уточнены Р. В. Камелиным. Много было сделано Н. И. и для изучения пустынь Казахстана. Его работы по Бетпак-Дале, Прибалхашью и Северному Тянь-Шаню хорошо известны многим геоботаникам. Он был одним из основателей Балхашского ботанического сада. Под его руководством выбирался участок, проводилось почвенно-геоботаническое обследование и был предложен ассортимент зеленых насаждений.

Переехав по состоянию здоровья из-за последствий тяжелого ранения в Крым, в Никитский ботанический сад, в 1955 г. и возглавив там отдел Флоры и растительности, Н. И. несколько изменил содержание и объем выполняемых здесь ранее до него работ. Традиционные преимущественно флористические исследования дополнились исследованиями геоботаническими. Вместе с тем пополнялся и благоустраивался гербарий. Н. И. было организовано сплошное геоботаническое картографирование Крымского п-ова, по его инициативе были осуществлены стационарные геоботанические исследования Яйлы. В этом отделе под его руководством и редакцией шла подготовка к печати и выпуск последних томов «Флоры Крыма», начатой еще Вульфом. Он был организатором издания хорошо иллюстрированного «Определителя высших растений Крыма», вышедшего в 1972 г. Очень важной в практическом отношении явилась публикация книги «Дикорастущие и полезные растения Крыма», которая тоже осуществлялась под руководством и редакцией Н. И. В Крыму его продолжают интересовать вопросы эндемизма растений, чему он посвятил ряд статей. Привлекла внимание ученых вышедшая в 1975 г. статья о темпах и факторах эволюции высокогорных флор, где он приводит данные о формировании видов и даже родов за относительно короткий отрезок времени в плейстоцене и голоцене. Очень интересны его работы о флоре Крыма и ее географических связях с флорой других средиземноморских стран.

Н. И. глубоко интересовался историй науки. Это проявилось в его статьях, посвященных В. В. Докучаеву, Х. Х. Стевену, Н. И. Кузнецову, М. Г. Попову и др.

Большую работу проводил Н. И. в качестве редактора и рецензента. На страницах «Ботанического журнала» было опубликовано немало обстоятельных работ по различным отраслям биологической науки, включая учебные руководства, рецензии. Под его руководством вышло несколько сборников научных трудов Никитского ботанического сада, а в 1986 г. совместно с Е. Ф. Молчановым последняя книга — «Никитский ботанический сад. К 175-летию основания».

Педагогическая деятельность Н. И. началась еще в Кзыл-Орде, где он читал лекции студентам Почвенно-геоботанического техникума, продолжилась в Алма-Ате в Казахском педагогическом институте. В 1946 г. по составленной им самим программе он вел спецкурс по основам геоботаники, впервые читаемой в Казахском университете. Н. И. подготовил 14 кандидатов биологических наук, консультировал успешно защищенную докторскую диссертацию.

Н. И. Рубцов ярко проявил себя и как общественный деятель. В течение нескольких лет он был депутатом Городского совета Алма-Аты, неоднократно избирался в различные общественные организации АН КазССР, был постоянны членом ученых советов Института ботаники, Алма-Атинского и Никитского ботанических садов. В Крыму в течение ряда лет избирался депутатом Ялтинского городского

Совета, являлся членом правления общества «Знание», членом правления Украинского ботанического общества. На 3-м Делегатском съезде Всесоюзного ботанического общества (ВБО) в Ленинграде в 1963 г. был избран членом совета ВБО. В 1983 г. на очередном VII съезде Всесоюзного ботанического общества (в г. Донецке) его избрали почетным членом этого большого объединения ботаников.

За трудовые и боевые заслуги, а также за общественную деятельность Н. И. Рубцов был награжден высокими правительственными наградами — орденами Трудового Красного Знамени, Отечественной войны, Красной Звезды (за форсирование Днепра), медалями, Почетной грамотой Верховного Совета КазССР, грамотой Президиума АН СССР. К 150-летию Никитского ботанического сада в 1962 г. ему было присвоено звание Заслуженного деятеля науки УкрССР. В 1975 г. Н. И. получил большую памятную медаль VII Международного ботанического конгресса.

До последних дней Н. И. работал научным консультантом Никитского ботанического сада, был постоянным и действующим членом Ученого совета Сада, много помогал молодым ученым.

Всем, кто знал Н. И. Рубцова, хорошо известна его принципиальность и исключительная честность в вопросах науки, постоянная душевная щедрость и доброжелательность в отношении к коллегам по работе и окружающим людям, готовность прийти на помощь. Свою научную эрудицию Н. И. использовал не только в печатных работах, но и в многочисленных консультациях, беседах, в устных товарищеских общениях.

Скончался Николай Иванович Рубцов после тяжелой болезни 28 сентября 1988 г. в Киеве, немного не дожив до 82 лет. У него осталось трое детей, пятеро внуков, пятеро правнуков и двое праправнуков. По стопам Николая Ивановича в биологическую науку пошла его дочь (автор этих строк) и внук Ф. Терещенко, работающий в области молекулярной биологии.

Похоронен Николай Иванович в г. Киеве, на Лесном кладбище.

До последних дней Николай Иванович занимался самообразованием, интересовался политикой, спортом, новостями культуры и просто окружающей жизнью. Не переставал работать. Уже после его кончины в 1990 г. в энциклопедии «Садоводство» в Кишиневе вышли 4 статьи, написанные им незадолго до смерти.

Он навсегда остался с нами и в нас. Светлая ему память!

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ Н. И. РУБЦОВА

1929. Предварительные данные о растительности еловых лесов Заволжья Городецкого уезда Нижегородской губернии (Автореферат доклада) // Отчет о деятельности и протоколы Нижегородского общества испытателей и любителей природы. Н. Новгород. С. 50—51.

1932. Об освоении казахстанских полупустынь и пустынь // Народное хозяйство Казахстана. № 4. Алма-Ата. С. 50—51.

1933. Геоботаническая карта Казахстана в масштабе 1 : 2 000 000 (на 4 листах). Алма-Ата: Изд-во Казахст. ин-та удобрен. и агропочвовед. (Совместно с А. В. Прозоровским и А. А. Дмитриевой).

1934. Дикорастущие лекарственные, технические и пищевые растения Западного Казахстана. Алма-Ата. С. 1—32.

Флористические находки в Западном Казахстане // Бюл. Казахст. филиала АН СССР. № 1. Алма-Ата. С. 45—46.

1935. Озеленение Прибалхашстроя и Балхашский ботанический сад // Сов. бот. № 6. С. 167—177.

1937. Ботанические работы Казахстанского филиала АН СССР // Сов. бот. № 2. С. 136—138. 296.

1938. Алма-Атинский ботанический сад // Сов. бот. № 2. С. 130—134. (Совместно с А. Н. Миловзоровым).

1939. Геоботаническая экспедиция в Джунгарский Алатау // Сов. бот. № 2. С. 107—109.

1940. Новые виды из Джунгарского Алатау // Бот. матер. Герб. Бот. инст. АН СССР. Т. 8. С. 163—165.

1941. Новый вид рода *Ranunculus* из Джунгарского Алатау // Бот. матер. Герб. Бот. инст. АН СССР. Т. 9. № 1. С. 39—41.

Геоботанические исследования в бассейне р. Малой Алмаатинки // Растительность Казахстана. Тр. Казахст. филиала Ан СССР. Т. 11. № 20. С. 43—126.

Геоботанический очерк окрестностей г. Балхаша // Там же. С. 230—248.

Заметка о растительности дельты р. Или // Там же. С. 264—271.

Растительность Джунгарского Алатау в районе верхнего течения рек Аксу и Биень // Там же. С. 133—153.

(*Рецензия*). М. Г. Попов. Флора Алма-Атинского гос. заповедника // Сов. бот. № 3. С. 178—179.

(*Рецензия*). Н. В. Павлов и П. П. Поляков. Ботанические экскурсии в окрестностях Алма-Аты // Сов. бот. № 3. С. 173—175.

1943. Весенние ботанические наблюдения в пустыне Бетпак-Дала // Сов. бот. № 1. С. 44—51.

1944. Растительность урочища Кок-Ашик в пустыне Бетпак-Дала // Изв. Казахст. филиала АН СССР. Сер. бот. № 1. С. 79—94.

1945. Обзор геоботанических исследований Казахстана за 25 лет // Каз. АН КазССР. Сер. бот. № 2. С. 20—29.

1946. Влияние идей В. В. Докучаева в развитии русской геоботаники (к 100-летию со дня его рождения) // Вестн. АН КазССР. № 11. С. 35—38.

О флоре пустыни Бетпак-Дала // Сов. бот. № 5. С. 187—190.

О ботанико-географических связях Джунгарского Алатау с Алтаем и Тянь-Шанем // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 51. Вып. 6. С. 70—77.

1947. О субальпийском и альпийском поясах Тянь-Шаня // Вестн. АН КазССР. № 7. С. 14—16.

1948. К познанию бородачевых ценозов СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 53. Вып. 4. С. 83—89.

Реликтовые пески в горах Северного Тянь-Шаня // Вестн. АН КазССР. № 4. С. 76—78.

Растительный покров Джунгарского Алатау. Алма-Ата. С. 1—184.

1949. Карта растительности Казахстана (принципы, методика и некоторые итоги работы) // Изв. Всесоюзн. географ. о-ва. Т. 81. № 1. С. 107—110.

Флора пустыни Бетпак-Дала // Изв. АН КазССР. Сер. бот. № 3. С. 35—54. (Совместно с З. В. Кубанской).

1950. О геоботаническом районировании Тянь-Шаня // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 55. Вып. 4. С. 86—94.

Пустыни Северного Тянь-Шаня // Изв. АН КазССР. Сер. бот. № 5. С. 31—46.

1952. Растительный покров Казахстана // Очерки по физической географии Казахстана. Алма-Ата. С. 385—451.

1953. Северо-Тяньшанская геоботаническая провинция и ее растительные ресурсы: Автореф. ... дис. докт. биол. наук. Л. 38 с.

1954. Геоботаническое районирование Северного Тянь-Шаня // Изв. АН КазССР. Сер. биол. № 10. С. 3—27.

К истории растительного покрова Тянь-Шаня // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана АН КазССР. Алма-Ата. № 1. С. 121—126.

Луга Северного Тянь-Шаня // Тр. Ин-та бот. АН КазССР. Алма-Ата. № 1. С. 3—32.

О типах растительности Тянь-Шаня // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 60. Вып. 5. С. 121—126.

Степи Северного Тянь-Шаня // Изв. АН КазССР. Сер. биол. № 7. С. 3—27.

1956. Высокогорная подушковидная растительность // Растительный покров СССР, 2. АН СССР. М.; Л. С. 825—838. (Совместно с О. В. Зеленским).

Карта растительности Средней Азии, масштаб 1 : 1 000 000. АН СССР. М.; Л. (Совместно с И. В. Выходцевым, Е. П. Коровиным и др.).

Флора Северного Тянь-Шаня и ее географические связи // Тр. Ин-та бот. АН КазССР. Вып. 3. Алма-Ата. С. 3—25.

Флора Северного Тянь-Шаня и ее географические связи // Бот. журн. Т. 41. № 1. С. 23—48.

1957. Болгарские и румынские ботаники в Крыму // Крымск. отд. Всесоюзн. географ. о-ва. № 4. С. 109—110.

1958. Краткий обзор типов растительности Крыма // Бот. журн. Т. 43. № 4. С. 571—577.

1959. Краткий обзор эндемов флоры Крыма // Тр. Никитского бот. сада. Вып. 29. С. 19—54.

1961. Опыт сопоставления флор Горного Крыма и Западного Закавказья // Тр. Никитского бот. сада. Вып. 32. Ялта. С. 5—64. (Совместно с Л. А. Приваловой).

1963. Памяти Сергея Сергеевича Станкова // Бот. журн. Т. 48. № 11. С. 1715—1721.

1964. Жизнь и научная деятельность профессора Н. И. Кузнецова в Крыму // Программа и тезисы докладов Конференции, посвященной 100-летию со дня рождения проф. Н. И. Кузнецова. Тарту. С. 84—86.

1967. О родовом эндемизме флоры высокогорий Средней Азии // Растительный мир высокогорий и вопросы его использования. Проблемы ботаники. Вып. 9. Фрунзе. С. 198—205.

[*Рецензия*]. Растительный покров Казахстана. Т. 1. Алма-Ата. 1966 // Бот. журн. Т. 52. № 4. С. 562—564.

1968. Зарубежные ботаники в Крыму // Бот. журн. Т. 53. № 3. С. 418—420.

Крымский период жизни и научной деятельности профессора Н. И. Кузнецова // Уч. зап. Тартуск. гос. ун-та. Т. 211. Тр. по ботанике. Вып. 8. С. 12—19.

1972. Вклад Х. Х. Стевена в познание флоры Крыма // Бюл. Гос. Никитск. бот. сада. Вып. 2(18). С. 19—24.

1973. Опыт классификации географических элементов флоры Крыма // Проблемы биоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л. С. 219—223.

1974. М. Г. Попов как исследователь флоры и растительности Казахстана // Изв. АН КазССР. Сер. биол. № 5. С. 15—18.

1975. О темпах эволюции по данным анализа высокогорных флор Средней Азии // Изв. АН КазССР. Сер. биол. № 4. С. 8—15.

Analysis of the flora of the Crimea. Тез. докл., представленных XII Международному ботаническому конгрессу. Л. С. 119. (Совместно с Л. А. Приваловой).

1978. Растительный мир Крыма. Симферополь. 128 с.

1981. Христиан Христианович Стевен — выдающийся ученый и организатор // Бюл. Никитск. бот. сада. Т. 44. С. 5—9.

1982. X. X. Стевен — основатель Никитского ботанического сада. К 200-летию со дня рождения (1781—1863) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 7. Вып. 2. С. 126—131. (Совместно с И. В. Крюковой).

1986. Никитский ботанический сад. К 175-летию основания. (Совместно с Е. Ф. Молчановым). Киев: Наукова Думка. 152 с.

БИОГРАФО-БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЕ ИСТОЧНИКИ СВЕДЕНИЙ О Н. И. РУБЦОВЕ

Михайлова В. П. 15 лет работы в области ботаники в Казахстане // Вестн. Ак. Наук. КазССР. 1948. № 7.

Кубанская З. В. Профессор Н. И. Рубцов (к 25-летию научной деятельности) // Тр. Ин-та ботаники АН КазССР. 1956. Т. 3. С. 229—236.

Кубанская З. В., Суворов Н. Р. Старейший геоботаник Казахстана (к 25-летию педагогической и научной деятельности профессора Н. И. Рубцова) // Уч. зап. Алма-Атинского пед. ин-та им. Абая. Т. 8. Сер. физико-математ. и естеств.-географ. 1957. С. 191—199.

Максимов Е. В. Ледник Рубцова в Джунгарском Алатау // Вестн. АН КазССР. № 12. 1960. С. 84—85.

Максимов Е. В. Ледник Рубцова в Джунгарском Алатау // Изв. Крымского отд. географ. о-ва СССР. Вып. 7. 1961. С. 213—215.

Рубцов Микола Іванович // Українська радянська енциклопедія. т. 12. с. 419.

Рубцов Николай Иванович // Украинская советская Энциклопедия. Т. 9. 1983. С. 367.

Суворов Н. И., Курочкина Л. Я., Уткин В. В. Николай Иванович Рубцов (к 60-летию со дня рождения) // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 2. С. 293—296.

Привалова Л. А., Крюкова И. В. Микола Іванович Рубцов (до 60-річчя з дня народження) // Українськ. бот. журн. Т. 23. № 6. С. 90—93.

Уткин В. В. К 60-летию профессора Николая Ивановича Рубцова // Вестн. сельскохозяйственной науки. 1967. № 1. С. 150.

Зубков З. Путь в науку. Газета г. Фурманова «Новая жизнь» от 7 июля 1967 г.

Черненко Е. Зеленая сокровищница. Профессор Рубцов. Газета г. Мичуринска «Мичуринская правда» от 5 сентября 1967 г.

Зубков З. Ученый из фабричного села. Газета г. Иванова «Рабочий край» от 24 октября 1968 г.

Деснов А. Служение истине. Газета г. Ялты «Курортная газета» от 18 августа 1972 г.

Курочикна Л. Я., Степанова Е. Ф. Творческий путь Николая Ивановича Рубцова в Казахстане // Изв. АН КазССР. Сер. биологическая. 1974. № 6.

Кожевникова С. К. Микола Іванович Рубцов (до 70-річчя з дня нарождення) // Укр. бот. журн. 1976. № 6.

Кожевникова С. К., Ралдугин И. И. Николай Иванович Рубцов (к 70-летию со дня рождения) // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 9. С. 1374—1377.

Быко́в Б. А. Николай Иванович Рубцов (к 75-летию со дня рождения) // Изв. АН КазССР. Сер. биология. 1982 г. № 3.

Доброчаева Д. М. Микола Іванович Рубцов (до 75-річчя з дня нарождення), с портретом // Укр. бот. журн. 1982 г. № 4.

Белоцерковский А. Остается в строю. Газета «Советский Крым» от 27 января 1982 г.

Белоцерковский А. Поиск продолжается. Молодежи в пример. Газета «Советский Крым» от 14 июня 1983 г.

Драголи А. Л., Крюкова И. В., Павлов В. Н. Николай Иванович Рубцов (к 80-летию со дня рождения) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 1. С. 136—140.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2007. VOL. 92. № 7)

Page

Shamrov I. I. The ovule and seed morphogenesis in *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*) 945

COMMUNICATIONS

Maximova O. V., Mugue N. S. The fucoid algae (*Fucales, Phaeophyceae*) new to the White Sea: Morphology, ecology, origin 965
Petrova S. E. Morphological study of underground structures of some Middle Russian *Umbelliferae* 986
Zvereva G. K. Patterns of the chlorenchyma cells arrangement in leaf blades of grasses 997
Khodorova N. V., Koteyeva N. K., Miroslavov E. A. Ultrastructural changes of tuber phloem parenchyma cells of *Corydalis bracteata* (*Fumariaceae*) growing outdoors and indoors 1011
Andrijanova E. A. The seed viability of willow family (*Salicaceae*) species growing in the Russia Northern Far East 1013
Andronova E. V., Ivasenko Z. V., Fedorova N. A. Viability and rates of seedling development in *Dactylorhiza maculata* s. l. *in vitro* 1033
Ipatov V. S., Kirikova L. A., Major I. A. Affects of *Filipendula ulmaria* (*Rosaceae*) on the neighbouring species in meadow societies 1046

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Bakalin V. A. The genus *Cololejeunea* (*Hepaticae, Lejeuneaceae*) in Asian Russia . . . 1054
Ablaev A. G., Wang Yu-Fei, Zhilin S. G., Li Cheng-Sen, Gromyko D. V. Discovery of the new species of *Pteroceltis* (*Ulmaceae*) from the Early Palaeogene Wuyun flora, North-East China 1066

FLORISTIC RECORDS

Lazkov G. A., Ganybaeva M. R., Toktosunova K. R. New and rare species for the flora of Kirghizia 1071

CHROMOSOME NUMBERS

Lomonosova M. N., Yusupova D. M., Akopian J. A. Chromosome numbers of the *Suaeda* (*Chenopodiaceae*) representatives 1077
Punina E. O., Geltman D. V. Karyology of the *Euphorbia* subgenus *Esula* (*Euphorbiaceae*) species 1078
Shatokhina A. V. Chromosome numbers of some vascular plant species rare to the Amur Region 1082

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Biriukova E. G. Olga Nikolaevna Komirnaya (on the occasion of her 100th birthday) . . 1087
Yurkovskaya T. K., Polozova T. G., Kalibernova N. M. Irina Nikolaevna Safronova (on the occasion of her 70th birthday) 1090
Tereshchenko O. N. 100th anniversary of Nikolay Ivanovich Rubtzov (1907—1988) . . 1164

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2007. Т. 92. № 7)

Стр.

Шамров И. И. Морфогенез семязачатка и семени у *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*) . . . 945

СООБЩЕНИЯ

Максимова О. В., Мюге Н. С. Новые для Белого моря формы фукоидов (*Fucales*, *Phaeophyceae*): морфология, экология, происхождение . . . 965

Петрова С. Е. Морфологическое изучение подземных органов некоторых представителей семейства зонтичных (*Umbelliferae*) Средней России . . . 986

Зверева Г. К. Особенности расположения клеток хлоренхимы в листовых пластинках злаков . . . 997

Ходорова Н. В., Котеева Н. К., Мирославов Е. А. Изменения ультраструктуры клеток флоэмной паренхимы клубня *Corydalis bracteata* (*Fumariaceae*) в открытом и закрытом грунте . . . 1011

Андриянова Е. А. Жизнеспособность семян ивовых (*Salicaceae*), произрастающих на Севере Дальнего Востока . . . 1023

Андронова Е. В., Ивасенко Ж. В., Федорова Н. А. Жизнеспособность и темпы развития сеянцев *Dactylorhiza maculata* s. l. в культуре *in vitro* . . . 1033

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Майор И. А. Влияние *Filipendula ulmaria* (*Rosaceae*) на сопутствующие виды в луговых сообществах . . . 1046

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Бакалин В. А. Род *Cololejeunea* (*Hepaticae*, *Lejeuneaceae*) в Азиатской России . . . 1054

Аблаев А. Г., Ван Ю.-Ф., Жилин С. Г., Ли Ч.-С., Громыко Д. В. Находка нового вида *Pteroceltis* (*Ulmaceae*) в раннепалеоценовой флоре Уюня (Северо-Восток Китая) . . . 1066

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Лазьков Г. А., Ганыбаева М. Р., Токтосунова К. Р. Новые и редкие виды для флоры Киргизии . . . 1071

ЧИСЛА́ ХРОМОСОМ

Ломоносова М. Н., Юсупова Д. М., Акопян Ж. А. Числа хромосом представителей рода *Suaeda* (*Chenopodiaceae*) . . . 1077

Пунина Е. О., Гельтман Д. В. Кариология видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) . . . 1078

Шатохина А. В. Числа хромосом некоторых редких для Амурской области видов сосудистых растений . . . 1082

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Бирюкова Е. Г. Ольга Николаевна Комирная (к 100-летию со дня рождения) . . . 1087

Юрковская Т. К., Полозова Т. Г., Калибернова Н. М. Ирина Николаевна Сафронова (к 70-летию со дня рождения) . . . 1090

Терещенко О. Н. 100 лет со дня рождения Николая Ивановича Рубцова (1907—1988) 1104

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 7. 945—1112.